ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

1

ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *Ф. Я. Петрова* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 12: 25.12.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 16.12.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.0. Тираж 368 экз. Тип. зак. № 772. С 3

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 56 : 581.9 : 763.3+781.4 (98)

© Л. Ю. Буданцев, Л. Б. Головнева

ТРЕТИЧНАЯ ФЛОРА ШПИЦБЕРГЕНА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ИЗУЧЕНИЯ

L.Yu. BUDANTSEV, L. B. GOLOVNEVA.

ADVANCES IN INVESTIGATION OF SPITSBERGEN TERTIARY FLORA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Lina_Golovneva@mail.ru
Поступила 13.02.2008

Приводится обзор исследований, посвященных палеогеновой флоре Шпицбергена, и суммируются основные данные, полученные за полуторавековой период ее изучения.

Ключевые слова: Шпицберген, арктические флоры, палеоген, систематика, палеогеография, обзор исследований.

Третичная флора Шпицбергена по богатству и разнообразию ископаемых растений занимает центральное место в эволюционном ряду высокоширотных палеофлор Бореальной области Голарктиса. Будучи открытой и первоначально изученной во второй половине XIX столетия, шпицбергенская палеофлора не утратила своего значения и привлекает внимание исследователей до наших дней. Наибольший вклад в ее познание внес швейцарский палеоботаник O. Heer (Heer, 1868, 1870, 1876). Несмотря на неверное определение возраста палеофлоры, отнесенной им к миоцену, Heer уловил зональные особенности таксономического состава и заметное сходство шпицбергенской палеофлоры с другими, известными к тому времени высокоширотными флорами Гренландии, Северной Канады, Аляски. Многие родовые таксоны ископаемых растений в его трактовке сейчас безнадежно устарели, но большая группа видов, описанных Heer из арктических палеофлор, сохранила свою номенклатурную самостоятельность.

В трудах Heer последовательно рассмотрены третичные флористические комплексы Шпицбергена из местонахождений на побережьях Ван Мейн-фьорда, Грён-фьорда, Ис-фьорда и Конгс-фьорда (рис. 1). Наиболее обильные сборы ископаемых растений связаны с местонахождениями на мысах Фестнингсодден и Гееродден в Ис-фьорде, мысе Лайелля и леднике Скотта в Ван Мейен-фьорде. В совокупности Heer для палеофлоры Шпицбергена описано около 150 видов растений, из которых почти половина принадлежит травянистым формам. Их систематическая принадлежность крайне сомнительна, как и некоторых таксонов, установленных по разрозненным остаткам плодов и семян. Большинство коллекций ископаемых растений со Шпицбергена, изученных Heer, хранятся в Отделе палеоботаники Шведского музея естественной истории (Swedish Museum of Natural History) в Стокгольме.

После работ Heer изучение ископаемых растений третичной флоры Шпицбергена продолжил известный шведский палеоботаник A. G. Nathorst. Он посетил

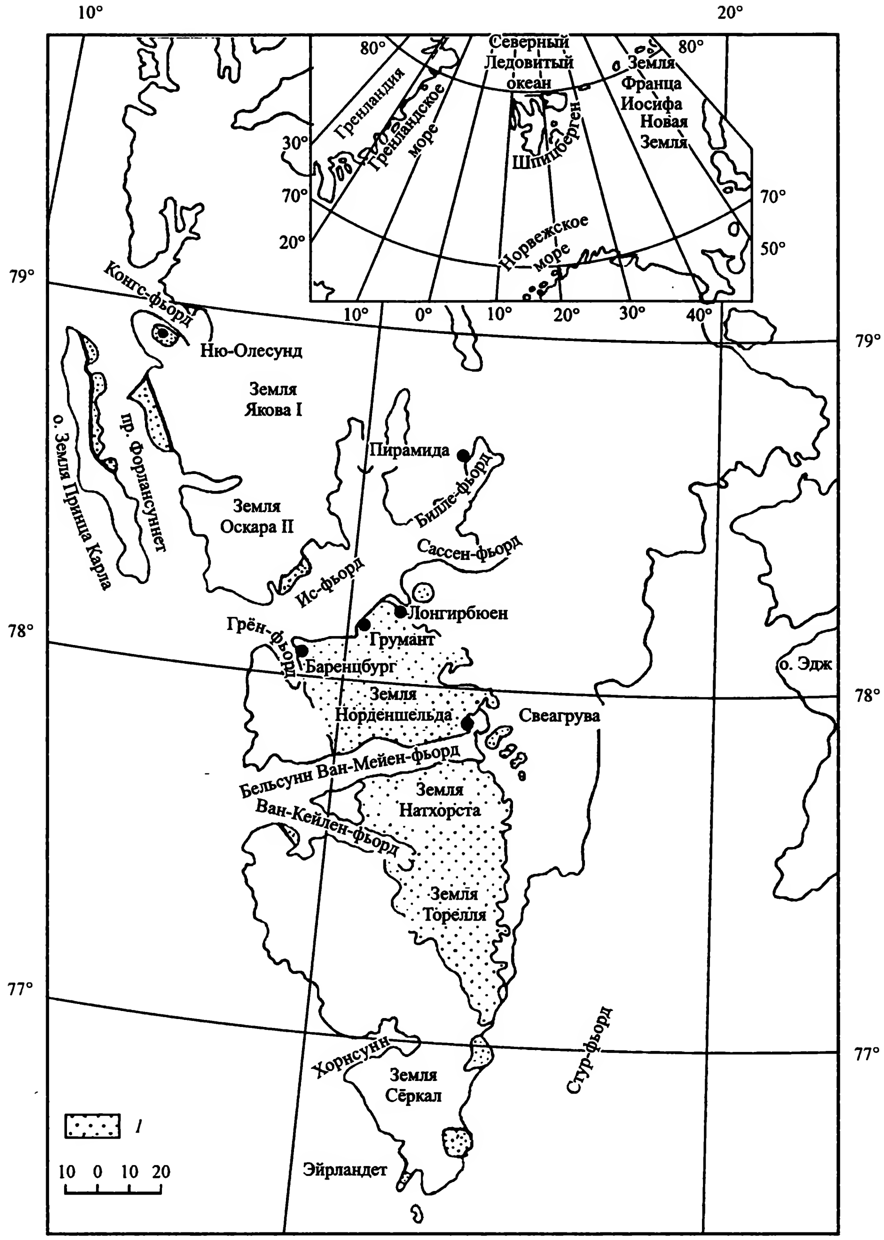


Рис. 1. Карта архипелага Шпицберген.
1 — районы распространения третичных флороносных отложений.

в 1898 г. ряд районов на Шпицбергене с целью сборов ископаемых растений и подготовил, предположительно около 1910 г., иллюстративный материал к незавершенной монографии «Zur tertiären Flora Spitzbergen‘s». Иллюстрации в виде 36 таблиц прекрасно исполненных карандашных рисунков ископаемых растений Л. Ю. Буданцев попытался привязать к конкретным образцам шведской коллекции во время работы в Стокгольме в 1990 г. Однако довести до публикации эти материалы по ряду обстоятельств не удалось. Позднее аналогичную работу успешно проделали Z. Kvaček и S. B. Manum (1997).

Весь коллекционный материал по Шпицбергену, хранящийся в Стокгольме, был тщательно просмотрен в разные годы авторами настоящего сообщения, по результатам составлен и передан шведским коллегам рукописный каталог образцов, включающий более 3000 записей. Позднее эти сведения вошли в опубликованный каталог третичных ископаемых растений со Шпицбергена (Denk et al., 1999).

Оригинальные палеоботанические материалы по палеогеновой флоре Шпицбергена в виде обширной коллекции остатков ископаемых растений, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, были собраны Л. Ю. Буданцевым и И. Н. Свешниковой в разных районах острова во время экспедиций 1959 и 1967 гг., а также доставлены некоторыми другими коллекторами.

Изучение растений из шведской и ряда других зарубежных коллекций показало высокую степень таксономической представительности шпицбергенской палеофлоры в нашей коллекции, что делает возможным положить в основу подготавливаемой авторами монографии «Палеогеновая флора Шпицбергена» отечественные палеоботанические материалы с привлечением зарубежных.

Результаты первичной обработки отечественной коллекции и предварительной ревизии известных ранее сведений о палеофлоре Шпицбергена были опубликованы в 1983 г. (Буданцев, 1983). Здесь же были приведены краткие сведения о стратиграфическом положении третичных толщ, вмещающих остатки ископаемых растений согласно Ю. Я. Лившицу (1973). К этому времени возраст палеофлоры был окончательно установлен в пределах палеоцена—эоцена.

Палеогеновая флора Шпицбергена представлена всеми систематическими группами сосудистых растений, среди которых преобладают цветковые. Многочисленные остатки хвощовых принадлежат одному виду *Equisetum arcticum* Heer. Остатки подземных и надземных органов этого вида встречены в большинстве местонахождений ископаемых растений на Шпицбергене. К сожалению, из-за невыразительности диагностических признаков у *E. arcticum* под этим названием описано подавляющее большинство хвощей в третичных флорах Бореальной области.

Весьма бедно представлена группа папоротников, среди которых преобладает *Osmunda macrophylla* Penhallow. Этот вид является центральным в ряду близких палеогеновых видов *Osmunda*, куда входит также дальневосточный вид *O. sachalinensis* Krysht. Позднее во флору Шпицбергена был добавлен еще один вид — *O. nathorstii* Miller, описанный по находкам окаменелых корневищ (Miller,1967; Kvaček, Manum, 1993). У другого папоротника, *Coniopteris blomstrandii* (Heer) Kvaček et Manum, были изучены фертильные перья, а выявленные споры подтвердили принадлежность этого вида к диксониевым. Не исключено, что к роду *Coniopteris* следует отнести и многочисленные находки стерильных и фертильных перьев из палеогеновых отложений на Камчатке, отнесенных к *Dennstaedtia americana* Knowlt. (Буданцев, 1997, 2006). К сожалению, споры у камчатских находок извлечь и изучить не удалось. Близкий вид *Coniopteris (Dennstaedtia) tschuktschorum* (Krysht.) Samyl. был довольно широко распространен в позднемеловых флорах на северо-востоке Азии (Головнева, 1994а).

Гинкговые в палеофлоре Шпицбергена представлены видами родов *Ginkgo* и *Torellia*. По морфологии листьев и строению кутикулы *G. spitsbergensis* Manum близок к некоторым видам этого рода из позднемеловых и палеогеновых флор Бореальной области, в том числе к *G. wyomingensis* Manum (Manum, 1966) из Северной Америки (палеоцен), *G. tzagajanica* Samyl. (Самылина, 1967) из Амурской обл. (даний) и к *G. kamtschatica* Budants (Буданцев, 1983) с Камчатки (палеоцен—нижний эоцен). Родовое название *Torellia* вскоре было заменено Heer на *Fieldenia,* так как предыдущее название было ранее применено для одного из родов моллюсков. Ныне совпадение родовых названий для животных и растений допускается, так что родовое название *Torellia* является валидным. Этот род характеризуется цельными, иногда с раздвоенной верхушкой линейно-ланцетными листьями с дихотомирующими в основании параллельными жилками. Эпидермальное строение листьев *Torellia* у образцов со Шпицбергена было изучено R. Florin (1936). Виды рода *Torellia* помимо палеогена Шпицбергена и о-ва Элсмир в Канадском архипелаге встречены в маастрихте—дании Корякского нагорья (*T. anadyrensis* Budants.; Буданцев, 1983; Головнева, 1994а).

Хвойные палеофлоры Шпицбергена весьма представительны как по систематическому разнообразию, так и по количеству находок остатков облиственных побегов, стробилов и семян. Их изучению посвящена прекрасно иллюстрированная монография H.-J. Schweitzer (1974). Центральное место в группе хвойных безусловно занимают таксодиевые, в частности виды современных родов *Sequoia, Taxodium, Metasequoia, Glyptostrobus, Taiwania,* и вымершего *Parataxodium.* Требует более детального изучения морфология облиственных побегов и стробилов *Taxodium* для решения вопроса о таксономической самостоятельности отдельных вымерших видов. То же самое можно сказать о видах родов *Glyptostrobus* и *Metasequoia* в понимании разных авторов. До сих пор не решен вопрос о родовой самостоятельности и объеме *Parataxodium,* особенно для палеогеновых находок на Шпицбергене. Характерно, что виды всех названных родов таксодиевых начинают встречаться в палеофлорах Бореальной области с конца позднего мела. Так, в маастрихт-датской флоре рарыткинской свиты в Корякском нагорье хорошо представлены эти же роды *Metasequoia, Sequoia, Taxodium, Glyptostrobus, Parataxodium* (Головнева, 1994а), а в палеогеновой флоре Камчатки и Командорских островов к ним прибавляются представители родов *Cunnighamia, Cryptomeria, Sciadopitys* (Буданцев, 1997, 2006).

Сосновые представлены видами родов *Pseudolarix, Pinus, Picea, Tsuga,* а кипарисовые — родами *Thuja, Mesocyparis* и *Fokieniopsis.* Среди сосновых наибольший интерес представляют находки остатков листьев, семян и шишечных чешуй *Pseudolarix septentrionalis* Schloemer-Jäger, описанные впервые A. Schloemer-Jäger (1958). В качестве синонимов к нему отнесены описанные ранее Heer остатки хвои и чешуй *Pinus impressa* Heer, *P. ungeri* (Endl.) Heer, *Pinus hyperborea* Heer и некоторых других видов. Schweitzer не исключил также возможность принадлежности некоторых остатков сосновых видам родов *Picea* и *Tsuga* (Schweitzer, 1974). Тем не менее роль сосновых во флоре Шпицбергена до сих пор изучена недостаточно.

Спорными остаются вопросы о таксономии представителей сем. *Cupressaceae*, среди которых, в частности, критический характер имеют виды родов *Thuja (Thuites), Chamaecyparis, Libocedrus, Cupressinocladus, Mesocyparis, Fokieniopsis.* При этом значительная часть тождественных или близких таксонов кипарисовых также имела широкое, практически циркумполярное, распространение в Бореальной области в конце позднего мела—палеогене.

Таким образом, папоротникообразные и голосеменные палеогеновой флоры Шпицбергена представлены в основном тождественными или близкими видами родов, имевших широкое распространение в бореальных флорах позднего мела и палеогена. Это еще раз свидетельствует о едином происхождении умеренной мезофильной лесной флоры древнеарктического типа, сформировавшейся в Бореальной палеофлористической области в конце позднего мела (Буданцев, 1983; Головнева, 1994а).

Цветковые растения палеогеновой флоры Шпицбергена представлены в основной массе листопадными древесно-кустарниковыми формами. Heer для палеофлоры Шпицбергена в целом привел около 50 видов из примерно 20 родов цветковых растений, исключая проблематичные таксоны, описанные по фрагментарным остаткам.

Повсеместное распространение и сильную морфологическую изменчивость листовых пластинок показывают виды родов *Trochodendroides* и *Zizyphoides*, сопровождавшиеся фруктификациями *Nyssidium* и *Nordenskioldia.* Центральным видом рода *Trochodendroides* является *T. arctica* (Heer) Berry, впервые описанный Heer из палеогена Гренландии под названием *Populus arctica* Heer и приведенный им для палеофлоры Шпицбергена. В настоящее время группа близких видов *Trochodendroides* установлена во флорах позднего мела—палеогена и занимает огромный ареал в Азии, от Южной Гоби до Новосибирских островов, а также в Северной Америке от Великих Равнин до Тихого океана. В Северной Европе остатки *Trochodendroides* обнаружены на о-ве Малл (Mull) в Шотландии и на юге Англии (Crane, 1984; Boulter, Kvaček, 1989). Видовая дифференциация рода встречает значительные трудности из-за практически постепенных переходов морфологических (диагностических) признаков в рядах популяций листьев из разных, в том числе удаленных друг от друга местонахождений. Зачастую видимость таксономической самостоятельности представляют лишь крайние формы морфологических рядов листьев, которые, однако, не проявляют стабильности. Как справедливо указывал в отношении морфологии листьев *Trochodendroides* В. А. Красилов, «нетрудно убедиться, что признаки, по которым различаются эти формы, комбинируются более или менее произвольно, не проявляя устойчивых корреляций. Провести между ними четкие границы невозможно» (1976 : 59). Тем не менее обширный ареал и длительный период существования в разных по экологическому облику и таксономическому составу палеофлорах заведомо предполагает политипность этого рода, что вынудило в разные годы предпринять попытки ревизии его систематического положения и объема. Heer изначально различал в пределах рода *Trochodendroides,* как он считал рода «*Populus*», по крайней мере 6 видов и, кроме этого, некоторые морфотипы отнес к современному роду *Grewia* (*G. crenata* Heer, *G. obovata* Heer, *G. crenulata* Heer). Наиболее радикальную систему для этих листьев предложил R.W. Brown (1939), отнеся почти все известные виды *Trochodendroides* к роду *Cercidiphyllum.* Этим взглядам последовала Schloemer-Jäger (1958), которая описала во флоре Шпицбергена два вида *Cercidiphyllum: C. arcticum* (Heer) R. W. Brown и *C. crenatum* (Ung.) R. W. Brown, включив в них в качестве синонимов более 50 видов из разных родов, указанных ранее для флор Евразии и Северной Америки. В отечественной палеоботанике дальше других пошла И. А. Ильинская (1974), поместив центральный вид *Trochodendroides arctica* в род *Cocculus* и создав новую комбинацию *C. arcticus* (Heer) Iljinsk., а очень близкий к нему вид *Trochodendroides richardsonii* Heer — в род *Cercidiphyllum* (комбинация *C. richardsonii* (Heer) Iljinsk.). Более подробно обзор подходов к систематике рода *Trochodendroides* дан в работе Буданцева и Е. Р. Мохова (1986). Общепринятой системы этого рода до сих пор разработать так и не удалось.

Что касается участия видов *Trochodendroides* в палеогеновой флоре Шпицбергена, то можно отметить, что здесь в полной мере проявилась морфологическая вариабильность популяции листьев, вполне сравнимая с таковой у видов этого рода в палеогеновой флоре Камчатки. При первом описании таксонов шпицбергенской палеофлоры Буданцев (1983) привел 3 вида *Trochodendroides (T. arctica, T. richardsonii, T. spitsbergiana* Budants.). Тем не менее можно уверенно выделить среди по-

популяции «троходендроидных» листьев как на Камчатке, так и на Шпицбергене морфологический ряд морфотипов, принадлежащих вымершим видам естественного рода *Cercidiphyllum,* ранее относимых на Шпицбергене к роду *Grewia.*

Широкое распространение во флоре, особенно в баренцбургском комплексе, имели представители рода *Platanus,* среди которых *P. basicordata* Budants. известен также в палеогеновой флоре Западной Камчатки, а *P. rectinervis* Hollick — на Аляске. Вид *P. quercifolia* Budants. в настоящее время рассматривается в составе рода *Rarytkinia* (Golovneva, 2000a), впервые установленного в маастрихт-датской флоре Корякского нагорья (Головнева, 1994а). Большой интерес вызывает группа гамамелидовых, представленных видами орган-родов *Hamamelites* и *Corylopsiphyllum.* Вероятно, к гамамелидовым следует относить также род *Platimelis*, широко распространенный в палеогеновых флорах Шпицбергена, Гренландии и Северной Азии (Головнева, 1994б). Следует добавить, что в палеогеновой флоре Западной Камчатки гамамелидовые вместе с платановыми входили в число доминирующих групп растений.

Разнообразны по составу в палеофлоре Шпицбергена березовые. Уже Heer различал в ней роды *Alnus, Betula, Corylus, Carpinus,* хотя остатки со Шпицбергена он относил преимущественно к видам из миоцена Европы. Буданцев (1983) на оригинальном фактическом материале из коллекции БИН подтвердил, за исключением *Alnus,* родовой состав березовых шпицбергенской палеофлоры, установленный Heer, но обновил их видовой состав, сохранив лишь вид *Corylus scottii* Heer. В группу березовых вошли *Betula nansenii* Budants., *B. spitsbergiana* Budants., *B. frigida* Budants., *Corylus carpinifolia* Budants., *Carpinus nathorstii* Budants., *C. gracilis* Budants. Из генеративных органов были описаны фруктификации древних березовых рода *Palaeocarpinus* (Головнева, 2002). Согласно другой точке зрения (Kvaček et al., 1994), березовые в палеогене Шпицбергена принадлежали не естественным, а искусственным родам (орган-родам), в частности *Corylites* и *Craspedodromophyllum.* Нередкая сейчас тенденция к замене естественных таксонов искусственными (орган-родами) не имеет во многих случаях достаточных оснований, главными из которых в этом случае являются либо отсутствие совместных находок вегетативных и генеративных органов, либо «сомнительность» возможностей появления современных таксонов в процессе эволюции миллионы лет назад. Эта тенденция в полной мере применена при описании флоры покрытосеменных растений Шпицбергена в работе Kvaček с соавт. (Kvaček et al., 1994), где в списке из 30 таксонов только 2 отнесены к современным родам (*Platanus, Acer*). Эта проблема требует всестороннего изучения и обсуждения с привлечением фактического материала.

Среди других систематических групп растений палеофлоры Шпицбергена можно отметить однодольные, представленные, по Heer, родами *Alisma, Potamogeton, Majantemophyllum, Iridium, Phragmites.* Из них остатки первых двух родов теперь справедливо отнесены к виду *Haemanthophyllum nordenskioldii* (Heer) Boulter et Kvaček (Kvaček et all., 1994). Этот род имел широкое распространение в бореальных флорах конца позднего мела—палеогена (Головнева, 1994а, 1997).

На видовом уровне важное значение имели *Ulmus ulmifolia* (Schl.-Jag.) Budants. и *Aesculus longipedunculus* Schl.-Jag. — характерные эндемы шпицбергенской палеофлоры, а также *Acer arcticum* Heer, древнейший представитель кленовых (Tanai, 1983; Wolfe, Tanai, 1987), разнообразные по величине и форме листья которого имели широкое распространение и в палеогене Берингии. Еще один вид — *Macclintockia lyallii* Heer — связывает палеогеновую флору Шпицбергена с гренландской палеофлорой, где этот вид был описан впервые.

К таксонам, требующим критического изучения их положения в системе цветковых растений, можно отнести виды рода *Quercus*. Часть представителей этого рода были помещены Boulter и Kvaček (Kvaček et al., 1994) в род *Ushia* в виде новой комбинации *U. olafsenii* (Heer) Boulter et Kvaček. Введение этого рода в состав арктических палеофлор представляется крайне сомнительным, так как тип рода — *U. kamischinensis* (Goepp.) Kolak. — происходит из палеоцена Камышина на Волге и несколько близких видов приводятся для палеоцен-эоцена Центрального Казахстана (Макулбеков, 1982). Виды этого рода входили в состав богатых субтропических флор, крайне далеких по истории формирования и развития от палеофлор умеренного мезофильного облика. Также очень интересен полиморфный вид «*Quercus*» *juglandina* Heer (рис. 2), найденный в массовом захоронении в районе рудника Баренцбург. В работах Heer листья этого растения были отнесены к нескольким десяткам видов из разных родов. В настоящий момент для них принято название *Dyrana flexuosa* (Newb.) Golovn. Этот вид был широко распространен во флорах самого начала палеоцена на Шпицбергене, в Гренландии и Корякском нагорье (Головнева, 1994а; Golovneva, 2000a).

В группу критических таксонов следует также отнести, вероятно, *Juglans laurifolia* Budants., цельнокрайные листочки которого найдены на горе Линдстрома (Буданцев, 1983). Kvaček с соавт. (Kvaček et al., 1994) поместили этот вид в формальный род *Dicotylophyllum* вместе с другими находками листьев с цельным краем в шпицбергенской палеофлоре.

Таким образом, на современном этапе изучения палеогеновой флоры Шпицбергена удалось более или менее уверенно констатировать присутствие в ней представителей родов *Equisetum* (*Equisetaceae*), *Osmunda* (*Osmundaceae*), *Coniopteris* (*Dicksoniaceae*), *Ginkgo, Torellia* (*Ginkgoaceae*), *Pseudolarix, Picea* (*Pinaceae*), *Taxodium, Sequoia, Metasequoia, Glyptostrobus, Parataxodium, Taiwania* (*Taxodiaceae*), (?)*Moriconia, Mesocyparis, Thuja, Fokieniopsis* (*Cupressaceae*), *Magnolia* (*Magnoliaceae*), *Trochodendroides, Cercidiphyllum, Nyssidium* (*Cercidiphyllaceae*), *Zizyphoides, Nordenskioldia* (*Trochodendraceae), Platanus* (*Platanaceae*), *Hamamelites, Platimelis, Disanthophyllum* (*Hamamelidaceae*), *Beringiophyllum* (*Cornaceae*), *Rarytkinia, Quercus* (*Fagaceae*), *Ulmus* (*Ulmaceae*), *Betula, Corylus, Carpinus* (*Betulaceae*), *Acer* (*Aceraceae*), *Aesculus* (*Hippocastanaceae*), *Limnobiophyllum* (*Araceae*), *Haemanthophyllum* (?*Aponogetonaceae*), *Macclintockia, Dyrana, Celastrinites, Arctoterum* (incertae sedis).

Первые списки флористических комплексов разных хроно-стратиграфических уровней палеогена Шпицбергена на основе определений остатков ископаемых растений в коллекции БИН и ревизии литературных сведений привел Буданцев (1983). Были выделены два основных флористических комплекса: баренцбургский и стурвольский. Позднее к ним прибавился еще третий комплекс с мыса Ренардодден (мыс Лайеля в старой литературе).

В нижний, баренцбургский, комплекс (палеоцен) включено более 30 видов ископаемых растений, в основном из местонахождений Фестнингсодден, Геероддeн, Баренцбург и Кольфьеллет. В этой флоре очень разнообразными являются хвойные из родов *Pseudolarix, Picea, Taxodium, Sequoia, Metasequoia, Glyptostrobus, Parataxodium, Moriconia, Mesocyparis, Thuja, Fokieniopsis.* Среди цветковых характерными таксонами являются *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk., *Platanus basicordata* Budants., *Quercus groenlandica* Heer, *Corylites hebridicus* Seward et Holltum, *Dyrana flexuosa* (Newb.) Golovn., *Macclintockia lyallii* Heer, *Haemanthophyllum nordenskioldii* (Heer) Boulter et Kvaček.

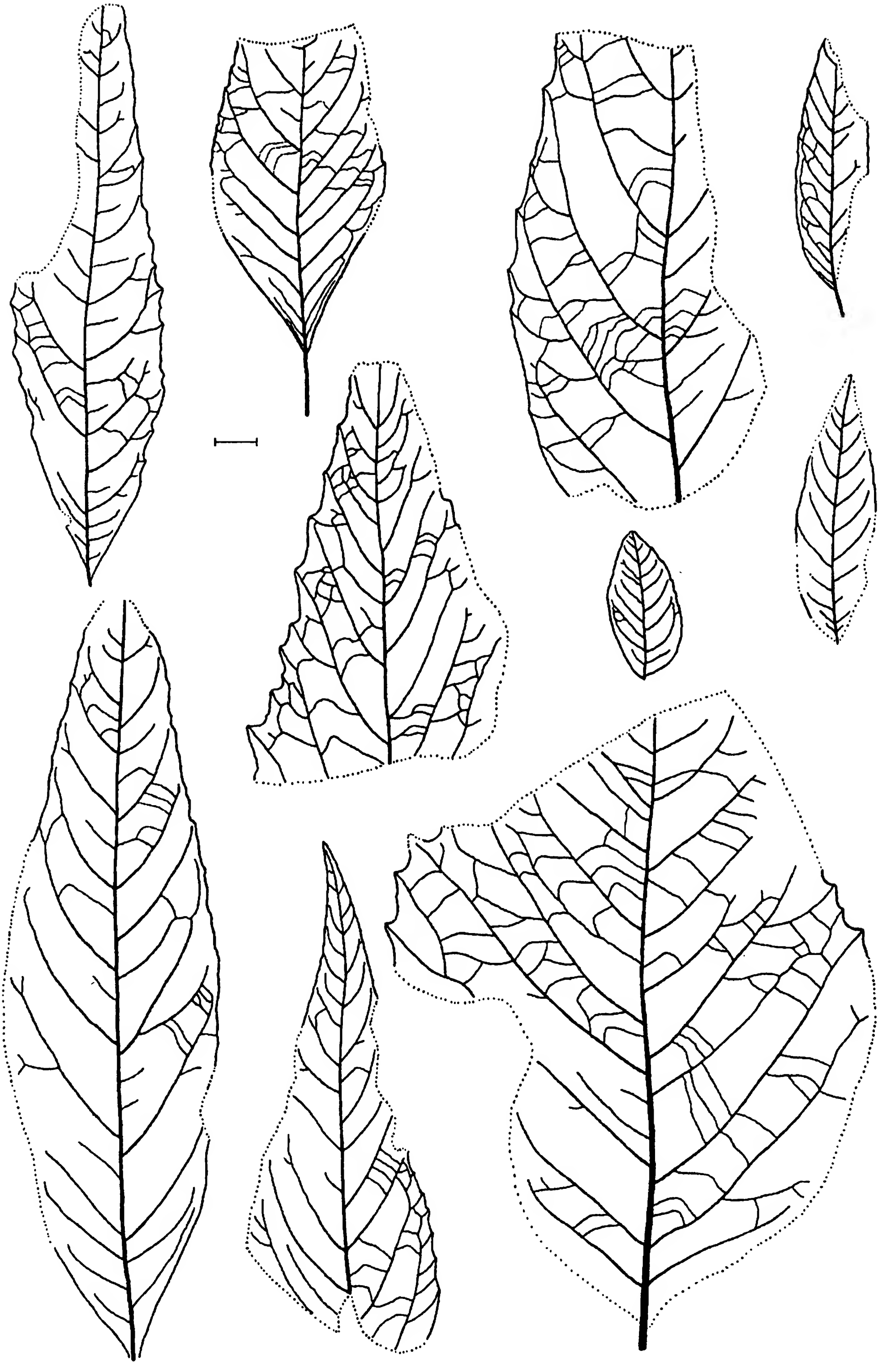


Рис. 2. Морфологическая изменчивость листьев *Dyrana flexuosa* (Newb.) Golovn.

Масштабная линейка — 1 см.

Стурвольская флора (эоцен) объединяет комплексы растительных остатков из стурвольской свиты Центрального бассейна и из отложений в районе Ню-Олесунда. В Центральном бассейне стурвольская свита обнажается обычно в привершинных частях гор на Земле Натгорста и Земле Норденшельда. Наиболее богатые местонахождения растительных остатков были найдены на горах Норденшельдфьеллет, Натгорстфьеллет, Линдстромфьеллет, Фоссильфьеллет, Стурвола, Сандстейнфьеллет. Район Ню-Олесунд представляет собой небольшой участок палеогеновых отложений, ограниченный разломами, который расположен на п-ове Броггер на берегу Конгс-фьорда (рис. 1). В отличие от баренцбургской флоры здесь значительно беднее представлены хвойные. В значительном количестве встречается только *Metasequoia*. Из цветковых доминируют *Cercidiphyllum heeri* Budants., *Trochodendroides nathorstii* Budants., *Platimelis pterospermoides* (Budants.) Golovn., *Rarytkinia quercifolia (*Budants.) Golovn., *Ulmus ulmifolia* (Schlomer-Jager) Budants., *Aesculus longipedunculus* Schlomer-Jaeger, *Craspedodromophyllum malmgrenii* (Heer) Golovn.

Ренардодденская флора (вероятно, поздний эоцен) происходит из отложений третичной складчатой зоны, которая отделена от отложений Центрального бассейна системой субмеридиональных разломов. Наиболее богатые коллекции ископаемых растений были собраны в районе мыса Ренардодден и расположенного рядом ледника Скотта. Другим районом распространения ренардодденской флоры является прогиб пролива Форлансуннет. Палеогеновые отложения обнажаются здесь по обоим берегам пролива: на востоке о-ва Земля Принца Карла и на западном побережье о-ва Западный Шпицберген. Наилучшие сборы растительных остатков были произведены Ю. Я. Лившицем из отложений сессхёгдинской свиты на северном побережье бухты Сельвоген (Земля Принца Карла) по склону горы Сессхёгда и у мыса Рейнгарднютен. Несколько местонахождений было также обнаружено им на противоположном берегу пролива Форлансуннет в районе Сарс-бухты. Для ренардодденского флористического комплекса наиболее характерны *Metasequoia disticha* Heer, *Sequoia brevifolia* Heer, *Cercidiphyllum crenulatum* (Heer) Golovn. et Budants., *Zizyphoides, Carpinus gracilis* Budants., *Alnus inaequale* (Heer) Golovn., *Acer arcticum* Heer.

На протяжении палеогена территория Шпицбергена относилась к Бореально-Атлантической подобласти Бореальной фитогеографической области (Буданцев, 1983), которая охватывала территорию северной Европы до Западно-Сибирского морского пролива и территорию Северной Америки до Внутреннего морского пролива. Палеогеновая флора Шпицбергена имела значительное количество общих элементов с палеогеновой флорой Гренландии как на видовом и так и на родовом уровне (Буданцев, 1983; Golovneva, 2000a). Это дало возможность объединять их в отдельную Тулеанскую провинцию.

Изучение древних палеоклиматов Шпицбергена было проведено на основе анализа морфологии листовых пластинок древесных двудольных растений (Golovneva, 2000b). В результате было выяснено, что на протяжении палеоцена и эоцена флоры Шпицбергена оставались умеренными и имели мало общего с термофильными субтропическими европейскими флорами.

Заключая обзор изучения палеогеновой флоры Шпицбергена на современном этапе, необходимо добавить, что большой объем новых полученных в последние годы сведений по составу и истории формирования позднемеловых и палеогеновых флор на северо-востоке Азии, включая Сахалин и Южное Приморье России, и на северо-западе Северной Америки позволяет в крупнорегиональном масштабе рассмотреть особенности мира растений в период становления и развития бореальной флоры. В эту проблему входит решение вопросов влияния климатических, палеогеографических, миграционных, эволюционных и других факторов на биогеографическую дифференциацию и таксономический состав флористических комплексов в разные века геологической истории в высоких широтах Северного полушария.

Благодарности

Данное исследование было выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49676).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Буданцев Л. Ю. Раннепалеогеновая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 2006. Вып. 22. 160 с.

Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 19—27.

Головнева Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. БИН РАН. 1994а. Вып. 13. 146 с.

Головнева Л. Б. Новый род *Platimelis* gen. nov. в позднемеловых и раннепалеогеновых флорах Арктики // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 1. С. 98—107.

Головнева Л. Б. Морфология, систематика и распространение рода *Haemanthophyllum* в палеогеновых флорах Северного полушария // Палеонтол. журн. 1997. Т. 31. № 2. С. 77—87.

Головнева Л. Б. Palaeocarpinus (*Betulaceae*) из палеогена Шпицбергена и трансатлантические миграции растений // Палеонтол. журн. 2002. № 4. С. 97—103.

Ильинская И. А. Trochodendrales // Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л., 1974. С. 112—128.

Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

Ливщиц Ю. Я. Палеогеновые отложения и платформенная структура Шпицбергена // Тр. НИИГА. Т. 174. 1973. 160 с.

Самылина В. А. О заключительных этапах истории рода *Ginkgo* L. в Евразии // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 303—316.

Boulter M. C., Kvaček Z. The Palaeocene flora of the Isle of Mull // Paleontol. Ass. London. Spec. Paper. 1989. N 42. 142 p.

Brown R.W. Fossil leaves, fruits, and seeds of *Cercidiphyllum* // J. Paleont. 1939. Vol. 13. P. 485—499.

Crane P. R. A re-evaluation of *Cercidiphyllum*-like plant fossils from the British early Tertiary // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 199—230.

Denk T., Wanntorp L., Manum S. B. Catalogue of the Tertiary plant fossils from Spitsbergen housed in the Swedish Museum of Natural History. Stockholm. 1999. 157 p.

Florin R. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph Land // Palaeontographica. 1936. Abt. B. Bd 81. S. 1—79.

Golovneva L. B. Early Palaeogene floras of Spitsbergen and North Atlantic floristic exchange // Acta Universitatis Carolinae. Ser. Geologica. 2000a. Vol. 44. N 1. P. 39—50.

Golovneva L. B. Palaeogene climates of Spitsbergen. GFF. 2000b. Vol. 122. P. 62—63

Heer O. Die fossile Flora der Polarländer enthaltend die in Nordgrönland, auf der Melville-Insel, im Banksland, am Mackenzie, in Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. // Flora fossilis arctica. Zurich: Druck und Verlag von Freidrich Schulthess, 1868. Bd 1. 192 p.

Heer O. Die Miozäne Flora und Fauna Spitzbergens // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1870. Bd 8. N 7. S. 1—98. (In: Flora fossilis arctica. Winterthur: Verlag von J. Wurster & Comp., 1871. Bd 2. Teil 3).

Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1876. Bd 14. S. 1—141.

Kvaček Z., Manum S. B. Ferns in the Spitsbergen Palaeogene // Palaentogrphica. Abt. B. 1993. Bd 230. N 1—6. P. 169—181.

Kvaček Z., Manum S. B., Boulter M. C. Angiosperms from the Palaeogene of Spitsbergen, including an unpublished work by A.G. Nathorst // Palaentogrphica. Abt. B. 1994. Bd 232. N 1—6. S. 103—128

Kvaček Z., Manum S. B. A. G. Nathorst's (1850—1921) unpubished plates of Tertiary plants from Spitsbergen. Stockholm, 1997. 8 p.

Manum S. B. Ginkgo spitsbergensis n. sp. from the Paleocene of Spitsbergen and a discussion of certain Tertiary species of *Ginkgo* from Europe and North America // Norsk. Polarinst. Arbok 1965. 1966. P. 49—58.

Miller C. N. Evolution of the fern genus *Osmunda* // Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich. 1967, N 21. P. 139—203.

Schloemer-Jäger A. Alttertiäre Pflanzen aus Flözen der Brögger-Halbinsel Spitzbergens // Palaeontographica. Abt. B. 1958. Bd 104. N 1—3. S. 39—103.

Schweitzer H.-J. Die «Tertiaren» Koniferen Spizbergens // Palaeontogrphica. Abt. B. 1974. Bd 149. N 1—4. S. 1—89.

Tanai T. Revision of Tertiary *Acer* from East Asia // Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1983. N 20. P. 291—390.

Wolfe J. A., Tanai T. Systematics, phylogeny, and distribution of Acer (maples) in the Cenozoic of Western North America // Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1987. N 22. 246 p.

SUMMARY

The article elaborates on some modern aspects of the Spitsbergen Tertiary palebotanical investigations. It contains systematic review of the Palaeogene flora consisting of three floristic assemblages of different ages: the early Palaeocene Barenzburg flora, the early Eocene Sturvola flora and probably the late Eocene Renardodden flora. The second part deals with advances in stratigraphy, paleophytogeographic reconstructions, and paleobotanical inference of past vegetation and climate.

УДК 630.612.2 : 674.032.475.442

© **В. Ф. Забуга, Г. А. Забуга**

ДЫХАНИЕ КРОНЫ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

V. F. ZABUGA, G. A. ZABUGA.
RESPIRATION OF THE NEEDLES OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Ангарская государственная техническая академия МО РФ
665835 Ангарск Иркутской области, ул. Чайковского, 60
Тел./Факс (8-395-1) (67-18-32)

Поступила 26.01.2007
Окончательный вариант получен 28.01.2008

На модельных деревьях сосны обыкновенной на стадии кульминации ее текущего прироста установлено, что в суммарном дыхании охвоенных побегов дыхание побегов могло составлять более половины его величины. Поэтому интенсивность дыхания интактной хвои рассчитывали с вычетом дыхания побегов. Суточный ход и скорость темнового дыхания (ТД) хвои в значительной мере определялись эндогенной ритмикой роста и развития сосны. В течение суток ТД и температура воздуха коррелировали на уровне средней степени сопряженности, а в течение вегетации между ТД хвои, температурой и влажностью воздуха, запасами доступной почвенной влаги отмечалась тесная корреляция ($R = 0.94$). В вегетационной динамике скорость ТД хвои была максимальной в фенофазу роста побегов, а с увеличением возраста хвои скорость ТД снижалась в 1.3—2.6 раза. Возрастные изменения ночного дыхания хвои, как и различия, связанные с ее местоположением в кроне, практически не имели достоверных различий. Ночное дыхание хвои кроны составляло в годы наблюдений в среднем 5.3 ± 0.3 кг CO_2 в расчете на модельное дерево за вегетацию.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, интактная хвоя кроны, темновое дыхание хвои, ночное дыхание хвои, оценка общего выделения CO_2.

Изучение углеродного баланса древесных растений предполагает измерение их дыхания как одного из наиболее важных компонентов его расходной статьи. При этом существует ряд трудностей определения дыхания у деревьев. Они обусловлены не только их значительными размерами и массой, но и методическими особенностями регистрации дыхания отдельных органов или их частей. Это в равной мере относится и к ассимиляционному аппарату сосны обыкновенной, который состоит из хвои разного возраста с продолжительностью жизни от 3—4 до 6—7 лет. При этом хвоя каждой возрастной группы имеет свои особенности в анатомо-морфологическом строении (Эзау, 1980), содержании пигментов (Ходасевич, 1971), количестве химических элементов и сухого вещества (Прокушкин, 1982), что, безусловно, сказывается и на ее дыхательном метаболизме.

Как известно, митохондриальное дыхание ассимилирующих органов характеризует «темновое дыхание» (Falge et al., 1996; Lusk, Reich, 2000; Will et al., 2001; Gao et al., 2003), а также «ночное дыхание» (Ryan et al., 1996; Jach, Ceulemane, 2000; Hamilton et al., 2001). Наряду с темновым и ночным определяют дневное дыхание листьев (хвои) как сумму темнового дыхания и фотодыхания (Wang et al., 2002), используя для его обозначения такой термин, как «видимое дыхание» («apparent respiration»). Эти составляющие дыхания все еще недостаточно изучены, особенно у взрослых деревьев. При этом изучение темнового дыхания ассимилирующих органов как показателя их энергетической активности в течение вегетационного периода важно в эколого-физиологическом плане. Дыхание, измеренное в ночные часы, характеризует дыхательные затраты ассимилирующих органов, которые необходимы при исследовании продуктивности древесного растения балансовым методом.

Следует отметить, что не всегда имеется возможность измерить дыхание интактных листьев древесных растений. Поэтому дыхательный углекислотный газообмен иногда определяют на отделенных листьях (хвое) (Hamilton et al., 2001; Griffin et al., 2004); чаще о дыхании ассимилирующих органов судят по газообмену CO_2 охвоенного побега (Малкина, 1995; Falge et al., 1996; Ryan et al., 1996; Kellomäki, Wang, 1998; Wang et al., 2002; Jach, Ceulemane, 2000; Saxe et al., 2001; Will et al., 2001; Gao et al., 2003; Zagirova, 2003). Очевидно, что дыхание охвоенных побегов представляет суммарную величину, компоненты которой (дыхание хвои и побега) изменяются в связи с разными фазами их роста и развития, имеют особенности ответных реакций в тех или иных условиях внешней среды. При этом дыхание побега может изменять динамику и факторные зависимости дыхательного CO_2-газообмена интактной хвои. Поэтому, регистрируя дыхание ассимилирующих органов кроны с использованием охвоенных побегов, по-видимому, необходимо учитывать этот аспект.

Цель работы состояла в изучении экологических особенностей дыхания интактной хвои и разработке способа оценки ее дыхания в масштабах всей кроны сосны обыкновенной.

Материал и методика

В работе представлены результаты исследований, выполненные на опытном участке площадью около 2 га, который расположен на территории Усть-Ордынского Бурятского АО Иркутской области (52°52′ N, 104°41′ E), которая в физико-географическом отношении является частью Предбайкальской впадины. По геоботаническому районированию описываемая территория относится к Ольхонско-Приангарскому сосново-лесостепному округу (Бояркин, 1972).

Климат района наблюдений резко континентальный. Средняя годовая температура воздуха –3 °C. Среднегодовое количество осадков составляет 271 мм. Особенностью климата является низкая относительная влажность воздуха в послеполуденное время (до 8—10 %) в период с апреля по июнь. Коэффициент увлажнения, рассчитанный по формуле Н. Н. Иванова, частично измененной Н. С. Брекеном (Атлас.., 1962), равен 0.7—0.8. Это свидетельствует о том, что район исследований характеризуется недостаточным увлажнением.

Наблюдения проводили в течение 1976—2005 гг. на опытном участке, представляющем собой высокополнотный мертвопокровный сосняк II класса возраста, класс бонитета I. В опытах были использованы модельные деревья сосны, у которых за годы наблюдений средний диаметр увеличивался с 18 до 24 см, а средняя высота — с 12.1 до 22.2 см.

Величины ночного дыхания хвои были получены при изучении в 1976—1986 гг. ее углекислотного газообмена, который регистрировали в течение 1—2 сут с периодичностью 10—15 дней с мая (реже с апреля) по октябрь. Темновое дыхание хвои с той же периодичностью измеряли в 1976—1980 гг. Дыхание хвои регистрировали с помощью многоканальной газометрической установки, смонтированной на основе газоанализатора Infralit-III («Junkolor», Германия) с областью измерения от 0 до 0.05 % CO_2 по объему. Общая ошибка методики измерения интенсивности дыхания хвои составляет ±13 % (Киприн, 1972). В опытах использовали хвою 1—6-го года жизни интактных ветвей верхней, средней и нижней частей кроны с южной и юго-восточной стороны. При этом в верхней и средней частях кроны дыхание измеряли отдельно у хвои каждого возраста. В нижней части кроны дыхание определяли отдельно у хвои 1-го и 2-го года и совместно у хвои 3—4-го и 5—6-го года жизни. Исследуемые побеги помещали в листовые камеры из полиэтиленовой пленки с каркасом из проволоки. С обоих концов камеры устанавливался штуцер для входа и выхода продуваемого воздуха. Концы листовой камеры плотно закреплялись изолентой на побеге.

При изучении темнового дыхания хвои листовые камеры закрывались алюминиевой фольгой, которая, обладая высокой отражательной способностью, обеспечивала затемнение и предотвращала перегрев в камере. Поэтому температура воздуха в камере и вне камеры была практически одинакова. Скорость продува воздуха составляла 40 л/ч, а масса исследуемой хвои разного возраста, которая заключалась в камеру, изменялась в течение вегетации в пределах 0.6—1.2 г абсолютно сухой массы ($г_{а.\,с.\,м.}$).

Поскольку побег сосны обыкновенной является не просто стеблем с листьями, а представляет собой систему побегов (Антонова, Тертерян, 2000), для избежания неоднозначности в понимании терминов определили содержание некоторых из них. В данной работе под термином «побег» и «обесхвоенный побег» понимали ауксибласт (удлиненный побег без листьев, т. е. хвои), под термином «охвоенный побег» — ауксибласт вместе с брахибластами и растущей на них хвоей.

Углекислотный газообмен охвоенных побегов в темноте представляет сумму CO_2-газообмена хвои и побега, поэтому параллельно с регистрацией дыхания охвоенных побегов измеряли CO_2-газообмен обесхвоенных побегов. При этом предварительно был изучен раневой эффект, связанный с удалением хвои с побега (Забуга, Забуга, 1981). Оказалось, что продолжительность адаптационного периода составляла 2—3 ч. Размеры (длина и срединный диаметр) охвоенного и обесхвоенного побегов, помещаемых в листовые камеры, были одинаковы. Поэтому при расчете дыхания интактной хвои из величины концентрации CO_2 в ppm, зарегистрированной в камере с охвоенным побегом, вычитали ее величину, измеренную в камере с обесхвоенным побегом. Полученная таким образом величина концентрации CO_2 была обусловлена дыханием интактной хвои и использовалась для расчета интенсивности ее темнового и ночного дыхания. Дыхание изучали на предварительно отобранных и растущих рядом с трехъярусной вышкой 3 модельных деревьях сосны.

На первом этапе исследования (1976—1986) метеопоказатели определялись непосредственно на опытном участке. Одновременно с измерением дыхания хвои регистрировали температуру воздуха в камере и вне ее, влажность воздуха и почвы, солнечную радиацию. Датчиком для измерения солнечной радиации служил пиранометр Янишевского с выходом на потенциометр, а датчиком для измерения температуры воздуха — германиевый транзистор ТТ-309 с регистратором типа КСП-4. Относительную влажность воздуха измеряли гигрографом, а влажность почвы — термостатно-весовым методом (Роде, 1960). Для этого через 8—12 дней брали образцы почвы в трехкратной повторности на протяжении всего периода вегетации. Запасы влаги определяли в каждом десятисантиметровом слое почвы до глубины 150 и реже до 300 см. Их рассчитывали по разности между величинами общей влажности и влажности устойчивого задания. Последнюю определяли по максимальной гигроскопичности с применением коэффициента 1.40. Температурный режим почвы изучали, используя термометры Савинова и вытяжные термометры. Первые устанавливали на глубине 5, 10, 15 и 20, а вторые — на глубинах 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см. Осадки измеряли плювиографом.

На втором этапе (1987—2005) наблюдений использовали основные метеорологические показатели, полученные на метеостанции пос. Усть-Орда. Дыхание в течение периода вегетации исследовали с учетом фенологических фаз развития сосны, которые определяли по методике, предложенной И. Н. Елагиным (1976). Ежегодно в конце вегетационного периода определяли биомассу ассимилирующих органов на трех, реже пяти модельных деревьях сосны по методу А. А. Молчанова, В. В. Смирнова (1976), для чего их спиливали, а всю хвою ощипывали с учетом ее возраста. В отдельные годы для получения более надежных результатов по соотношению массы хвои разного возраста дополнительно использовали по 3 модельных дерева, у которых срезали по три средних ветви из нижней и средней части кроны и ощипывали всю хвою с учетом ее возраста (Каменецкая, 1973). Абсолютно сухую массу определяли, используя среднюю пробу ощипанной хвои, которую высушивали при 105 °С до постоянной массы и взвешивали. Площадь поверхности хвои определяли в верхней, средней и нижней частях кроны по методике Ю. Л. Цельникер (1982).

Поскольку масса хвои кроны сосны в течение вегетации существенно изменялась, расчет ночного дыхания проводили для двух периодов: периода роста и формирования хвои текущего года жизни и периода, когда молодая хвоя закончила свой рост. В качестве временнóй границы между двумя периодами брали 20 июля. Как показали многолетние наблюдения, в наших условиях к этому сроку хвоя текущего года заканчивала свой рост. Кроме того, после 20 июля, как правило, начиналось массовое пожелтение старой хвои, газообмен CO_2 которой практически уже не влиял на суммарную величину дыхания хвои кроны. Следовательно, биомасса хвои кроны зависела от соотношения прироста новой и опада старой хвои и их ежегодной изменчивости. Поэтому при расчете дыхания кроны сосны за любую вегетацию в первый период (до 20 июля) использовали биомассу разновозрастной хвои, определенную осенью прошлого года, а во второй период (после 20 июля) — массу хвои, полученную осенью текущего года.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием Excel и Statistica v5.5.

Результаты и обсуждение

Изучение углекислотного газообмена интактной хвои (Малкина и др., 1970; Щербатюк и др., 1991; Цельникер и др., 1993; Болондинский, Кайбияйнен, 2003) обычно проводили на охвоенных побегах без вычета углекислотного газообмена побегов. Однако исследование газообмена CO_2 интактной хвои побегов сосны обыкновенной показало, что в отдельные фенофазы ее сезонного роста и развития побег был существенным источником CO_2 и увеличивал интенсивность темнового и ночного дыхания хвои. Так, в опыте на рис. 1 доля темнового дыхания обесхвоенного побега от его величины у охвоенного побега составляла более половины. При этом чем старше был побег, тем больше была его доля в общей величине дыхания охвоенного побега.

Исследования показали, что дыхание неохвоенных побегов было наиболее существенным в средней и особенно в верхней части кроны, поскольку здесь охвоенность побегов, размеры их радиальных приростов (Забуга, Забуга, 2005), а также

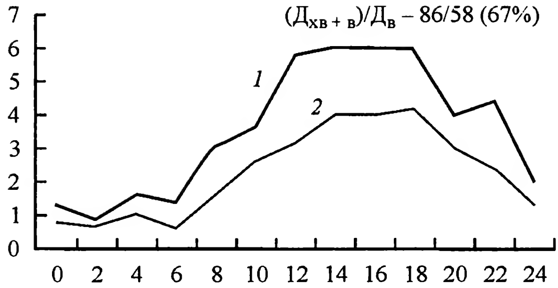


Рис. 1. Темновой дыхательный газообмен CO_2 охвоенного (*1*) и обесхвоенного (*2*) двулетнего побега средней части кроны сосны обыкновенной.

По оси абсцисс — время, ч; по оси ординат — интенсивность газообмена CO_2, мг/(дм^2 · ч). $Д_{хв.+в}$ — дыхание хвои и побега; $Д_в$ — дыхание побега. Числа на рисунке показывают отношение суммарного за сутки дыхания хвои и побега к дыханию побега. Специфическая листовая поверхность разновозрастной хвои составляла в верхней и средней части кроны 0.98 и 1.15 дм^2/г$_{а.\,с.\,м.}$ соответственно.

соотношение массы хвои и побегов существенно отличались от нижней части кроны сосны. При анализе данных по биомассе хвои и побегов кроны, полученных в разные годы периода наблюдений, оказалось, что, например, масса хвои и масса стебля верхушечного побега сосны были примерно одинаковы. У побегов скелетных ветвей масса хвои была больше массы побегов в верхней части кроны в 2—3, средней — в 4—5, а в нижней — в 6—8 раз. При таком соотношении массы хвои и побегов в ветвях в нижней части кроны дыхание охвоенных побегов, как показали опыты, фактически являлось дыханием хвои. С увеличением возраста побега усиливался опад хвои, что постепенно смещало соотношение массы хвои и побегов в сторону последних, увеличивая долю дыхания побега в суммарном CO_2-газообмене охвоенного побега. Поэтому, определяя дыхание интактной хвои сосны, в суммарной величине дыхательного газообмена CO_2 учитывали дыхание побегов, прежде всего у ветвей верхней половины кроны в период, когда формировалось новое годичное кольцо (середина мая—конец августа).

Многочисленные варианты суточных ходов темнового дыхания хвои, полученные на протяжении пятилетнего периода, оказалось возможным распределить на два типа кривых (рис. 2). Первый тип был отмечен в фенологические фазы набухания почек и роста побегов в длину (май—июнь). Наиболее характерные суточные изменения интенсивности темнового дыхания двулетней хвои из верхней части кроны, отнесенные к первому типу, свидетельствовали о зависимости этого процесса от температуры воздуха только в первую половину суток (рис. 2). Во второй половине суток на фоне относительно высокой температуры наблюдалось снижение интенсивности темнового дыхания и несоответствие изменений его скорости ходу температуры воздуха. Поэтому коэффициент корреляции между темновым дыханием и температурой воздуха в период активного роста побегов сосны обычно соответствовал средней степени сопряженности и составлял, как в опыте на рис. 2, только 0.46 при уровне значимости (р) 0.024. В годы наблюдений в фенологические фазы набухания почек и роста побегов скорость темнового дыхания двулетней хвои в дни с высокой температурой воздуха достигала максимальных значений порядка 1.8—2.9 мг CO_2/(г$_{а.\,с.\,м.}$ · ч).

Во многом сходные суточные изменения темнового дыхания хвои были получены у сосны в подзоне средней тайги, хотя между изменениями темнового дыхания и температуры воздуха была отмечена более тесная корреляция (Загирова, 1999 : 75). Ежедневные кривые «видимого дыхания» хвои кроны сосны также были

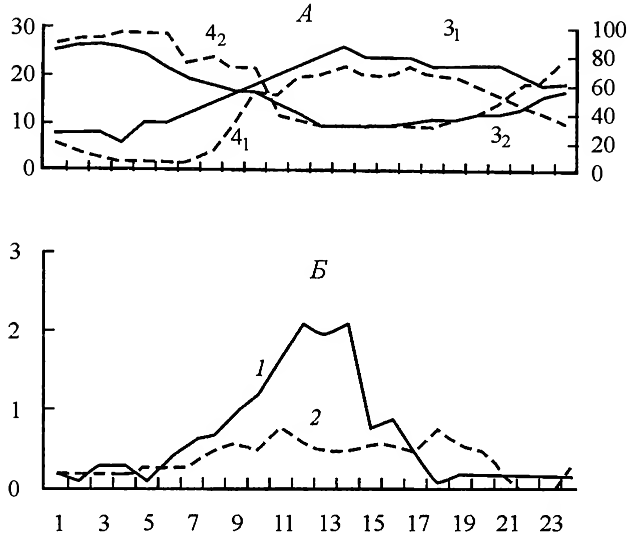


Рис. 2. Суточный ход температуры, влажности воздуха и темнового дыхания хвои второго года жизни побегов верхней части кроны сосны обыкновенной.

По оси абсцисс — время, ч; по оси ординат на (*А*) слева — температура, °С, а справа — относительная влажность воздуха (%); по оси ординат на (*Б*) — интенсивность темнового дыхательного газообмена CO_2, мг/($г_{а. с. м.}$ · ч). *1* — кривая суточного хода темнового дыхания, характерного для фенофазы роста побегов (14.06.76 г.); *2* — кривая суточного хода темнового дыхания хвои, наблюдаемого в фенофазу летней вегетации (23.08.76 г.); 3_1, 3_2 — температура воздуха; 4_1, 4_2 — влажность воздуха. Индексы, используемые для обозначения кривых температуры и влажности воздуха, соответствуют выделенным типам суточного хода темнового дыхания хвои. Запись УГ проводили на трех предварительно отобранных модельных деревьях, интенсивность газообмена CO_2 хвои которых давала среднюю арифметическую с ее ошибкой не более 10 %.

тесно связаны с дневной температурой воздуха (Wang et al., 2002 : 5). При этом в обеих работах тесная связь дыхания хвои с температурой воздуха была получена на охвоенных побегах сосны без учета дыхания побегов.

Второй тип кривой суточного хода темнового дыхания двулетней сосны отмечался в фенофазу роста хвои (вторая ее половина) и летней вегетации (конец августа—сентябрь). При изменении темнового дыхания двулетней хвои по второму типу в течение всех суток не наблюдалось сопряженности интенсивности процесса с температурой воздуха (рис. 2). В фенофазу летней вегетации изменения интенсивности дыхания в течение суток по годам наблюдений были менее значительными по сравнению с ТД хвои в фенофазу набухания почек и роста побегов, а максимумы изменялись в интервале 0.7—1.5 мг CO_2/($г_{а. с. м.}$ · ч).

Вегетационные изменения темнового дыхания хвои, так же как и суточные, исследовали на фоне фенологических фаз роста и развития сосны. При этом годы наблюдений были разделены по уровню дыхательной активности хвои на две группы: первая — 1976—1977 гг. и вторая — 1978—1980 гг. Типичные для каждой из групп изменения темнового дыхания хвои в течение вегетации представлены на рис. 3.

Следует отметить, что дыхательная активность хвои сосны в вегетационной динамике проявлялась тогда, когда температура воздуха днем уже имела низкие положительные значения. В одни годы дыхание хвои регистрировали в начале, а в другие — во второй половине апреля. Существенное увеличение дыхательного газообмена CO_2 хвои в этот период наблюдалось, как правило, в полуденные часы, когда при температуре 17—22° часовая интенсивность темнового дыхания иногда составляла 0.5—0.7 мг CO_2/$г_{а. с. м.}$.

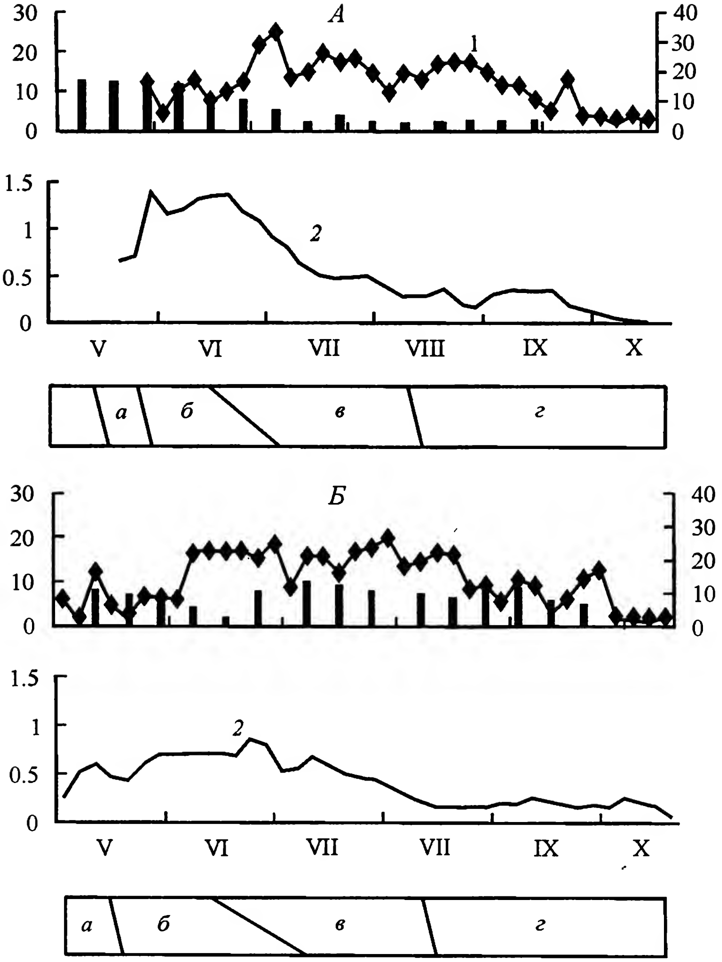


Рис. 3. Сезонные изменения темнового дыхания двулетней хвои сосны обыкновенной в вегетацию 1977 г. (*А*) и 1978 г. (*Б*).

По оси абсцисс — месяцы вегетации; слева по оси ординат — температура воздуха, °С (*1*) и среднесуточная интенсивность дыхания, мг CO_2/(г$_{\text{а. с. м.}}$ · ч) (*2*); справа — запасы доступной влаги в наиболее корнеобитаемом слое почвы (0—50 см), мм (столбики). Фенофазы роста и развития сосны: *а* — набухание почек, *б* — рост побегов, *в* — рост хвои, *г* — летняя вегетация.

Во все годы наблюдений дыхательный газообмен CO_2 хвои в темноте становился значительным в фенофазу набухания почек (рис. 3). В период роста побегов (июнь) скорость дыхания хвои обычно достигала своих максимальных величин за вегетацию. В фенофазу роста побегов скорость дыхания хвои практически всегда в 2 и более раза превышала его величину в фенофазу летней вегетации при сравнении изменений ТД в те сутки, когда разница среднесуточных температур воздуха составляла 2—3°.

Определенный нами сезонный максимум темнового дыхания двулетней хвои сосны обыкновенной, который отмечали в фенофазу роста побегов, согласуется с данными литературы. Так, J. Vose и M. Ryan (2002) сообщили о сезонном максимуме темнового дыхания двулетней хвои *Pinus strobes* в мае, который, исходя из контекста статьи, также имел место в период роста побегов. Однако, как показали

K.-Y. Wang et al. (2002), максимальное ежедневное дыхание («видимое дыхание») хвои кроны 20-летних деревьев сосны обыкновенной, напротив, наблюдали в период с середины июня до середины августа. Не исключено, что этот сдвиг максимума дыхания хвои на июнь—август мог быть обусловлен радиальным ростом побегов и связанным с ним их дыханием, которое, будучи компонентом суммарного дыхания охвоенных побегов, по-видимому, увеличивало дыхание интактной хвои. При этом для сосны ранее тесная связь дыхания и радиального прироста охвоенных побегов была показана нами (Забуга, Забуга, 2005).

Уже во второй половине июля скорость темнового дыхания хвои постепенно снижалась вплоть до конца периода вегетации. Прекращение дыхательной активности хвои отмечалось, как правило, в конце октября, а в отдельные годы — в первой декаде ноября.

Ежегодные различия в уровне дыхательной активности хвои во многом объяснялись силой запроса (sink) на ассимиляты растущими побегами кроны. Например, средняя длина центрального побега, как и суммарная величина темнового дыхания двулетней хвои за активную вегетацию (июнь—август) (рис. 3), в 1978—1980 гг. составляла только 2/3 от соответствующих величин, полученных за предшествующие два года (1976—1977). Это согласуется с данными литературы о стимулирующем влиянии потребителей ассимилятов на темновое дыхание их ассимилирующих органов (Brooks et al., 1991; Wibbe et al., 1993; Falge et al., 1996; Zagirova, 2003) и показывает, что ростовая активность молодых побегов сосны определяла уровень дыхания хвои сосны. По данным литературы (Oleksyn et al., 2000), у сосны обыкновенной, растущей в западной Польше, именно в конце лета—начале осени отмечался пик концентрации растворимых углеводов в одно- и двулетней хвое, что, по-видимому, свидетельствовало о формировании «запаса», в том числе и под будущий прирост побегов.

По данным литературы (Новицкая, 1971; Судачкова и др., 1990; Oleksyn et al., 2000), в прошлогодней хвое, как и хвое других возрастных групп, откладывались в запас ассимиляты. Они образовывались из осенних продуктов фотосинтеза, и в новой хвое на их долю приходилось до 30—40 % (Lippu, 1998). Возможно, с началом роста побега запасные ассимиляты вовлекались в метаболизм, связанный с построением нового побега, что и приводило к увеличению скорости дыхания прошлогодней хвои.

Установленные закономерности суточных и вегетационных изменений темнового дыхания двулетней хвои оказались справедливыми и в отношении хвои старших возрастных групп. При этом с увеличением возраста интенсивность темнового дыхания хвои сосны уменьшалась в 1.3—2.6 раза, что соответствовало возрастной динамике ее фотосинтетической активности (Забуга, Забуга, 1991) и, как свидетельствуют данные литературы, было обусловлено возрастными изменениями строения клеток мезофилла (Загирова, 1999), концентрации азота в листьях (Ryan et al., 1996). Изменение темнового дыхания хвои с возрастом имело и свою специфику, которая была обусловлена местоположением в кроне и адаптацией метаболизма ассимилирующих органов к количеству света через уменьшение дыхательных потерь по мере снижения освещенности (Lusk, Reich, 2000). Она определялась увеличением в старых листьях концентрации фенольных соединений (Oleksyn et al., 1997) и, как следствие — доли затрат на их синтез в рамках перераспределения общих снижающихся дыхательных потерь, что в конечном итоге удорожает существование долгоживущих листьев (Eamus et al., 1999).

Углекислотный газообмен хвои текущего года жизни на первом этапе роста был отрицательным. Максимум темнового дыхания отмечался на начальном этапе

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность ночного дыхания двулетней хвои сосны обыкновенной

Ночной период	27 апреля		19 июня		12 июля		31 октября		1 ноября	
	t, °C	НД	*t*, °C	НД	*t*, °C	НД	*t*, °C	НД	*t*, °C	НД
От заката до полуночи			22	1.2	20	0.9	6	0.2	−1	0.1
			19	1.1	20	0.9	4	0.2	−1	0.1
			17	1.0	17	0.8	4	0.2		
							3	0.1		
							2	0.1		
После полуночи до рассвета	10	0.4	8	0.5	10	0.4	1	0.1	−1	0.1
	6	0.3	8	0.4	8	0.4	3	0.1	0	0.1
	2	0.2	9	0.5	8	0.3	4	0.2	0	0.1
			8	0.5	8	0.3	5	0.2	−1	0.1

Примечание. Представлены данные, полученные в вегетацию 1976 г. НД — ночное дыхание; *t*, °C — температура воздуха. Интенсивность ночного дыхания дана в мг $CO_2/г_{а.с.м.} \cdot ч$. Ошибка среднего арифметического при минимальной биологической повторности ($n = 3$) не превышала 10 %.

роста хвои и составлял 3—4 мг $CO_2/(г_{а.с.м.} \cdot ч)$. По времени максимум наблюдался спустя примерно две недели от начала фенофазы роста хвои. При этом, по-видимому, как было показано для *Pinus radiata* D. Don. (Griffin et al., 2004), дыхательная активность растущей хвои постепенно увеличивалась вдоль длины формирующейся хвоинки вслед за увеличением числа митохондрий, оставаясь наиболее высокой в ее основании. Достигнув примерно 40 % своей конечной длины, хвоя текущего года жизни начинала работать с положительным балансом CO_2 в течение дня (Забуга, Забуга, 1991). Сходный баланс также подтверждают данные, полученные на сосне обыкновенной из других местообитаний (Цельникер и др., 1993; Загирова, 1999).

Изменения ночного дыхания в разные дни наиболее значимых фенофаз вегетационного периода представлены данными табл. 1. Как видим, в период активной вегетации (июнь—август), когда в начале ночи температура воздуха оставалась еще достаточно высокой в течение нескольких часов, интенсивность ночного дыхания хвои была в 2.0—3.0 раза выше, чем в предрассветные часы. Ночное дыхание 1—5-летней хвои кроны сосны изменялось в течение вегетации в области относительно низких интенсивностей, обусловленных в наших условиях, как правило, низкими ночными температурами. Между средними величинами НД разновозрастной хвои с учетом ошибки методики измерения в большинстве случаев не было получено достоверных различий. Это позволило в последующей оценке дыхательных затрат хвои кроны использовать данные по НД двулетней хвои.

В целом уровень интенсивности дыхания хвои в ночные часы был невысоким по сравнению с ее темновым дыханием в дневные часы, что, скорее всего, было обусловлено действием существенно снижающейся в ночное время суток в течение большей части вегетационного периода в условиях резко континентального климата лесостепного Предбайкалья температуры воздуха. В фенофазу роста побегов и период максимально высокой ростовой активности побегов доля ночного дыхания двулетней хвои составляла не более 15 % от ее темнового дыхания, зарегистрированного в дневные часы.

Дыхание растений зависит от температуры воздуха, а температурная кривая и температурный коэффициент (Q_{10}) являются основными критериями его ответной реакции на изменчивость температуры (Семихатова, 1974). Так, в фенофазу роста побегов в годы с относительно оптимальным увлажнением почвы температурный коэффициент темнового дыхания двулетней хвои в диапазоне температур от 0—5 до 20° был больше 3, а Q_{10} хвои старших возрастных групп не превышал 2. Величина Q_{10} в диапазоне 20—30° снижалась. Эти результаты, полученные на основе данных о дневной изменчивости температуры и дыхательного газообмена CO_2, согласуются с результатами других авторов (Schulze et al., 1967; Ryan et al., 1996; Загирова, 1999; Vose, Ryan, 2002).

Наиболее низкие часовые и среднесуточные интенсивности темнового дыхания двулетней хвои отмечались в вегетационный период с острым дефицитом доступной почвенной влаги (1979). Если в фенофазу роста побегов вегетаций с более или менее оптимальными условиями почвенного увлажнения температурный коэффициент ТД двулетней хвои в диапазоне температур 10—20° составлял 3.0—3.5, то при остром дефиците доступной почвенной влаги величина Q_{10} снижалась до 1.0. Это соответствует данным литературы о значительном влиянии запасов доступной почвенной влаги на дыхание листьев, что подтверждало снижение величины Q_{10} темнового дыхания листьев с 2.1 до 1.5 в более засушливых условиях (Turnbull et al., 2001).

Следует отметить, что, по мнению некоторых исследователей (Tansley, 2001), сезонные вариации интенсивности дыхания и температуры, а также получаемые на их основе величины Q_{10} и температурные кривые создают некорректное представление об ответной реакции дыхания. Главную причину этого связывают с влиянием на дыхание фенологического состояния растений. Чтобы отделить влияние на дыхание сезонного роста и развития объекта от действия на него температуры, его скорость измеряют либо при референтной температуре (Wang et al., 2002; Gao et al., 2003) в специальной камере, либо используют результаты одновременной регистрации дневной изменчивости интенсивности дыхания и температуры воздуха (Vose, Ryan, 2002). Второй подход и определение на его основе зависимости дыхания от температуры опирается на данные мониторинговых наблюдений, обязательно учитывающие, как и в нашем случае, фенологическое состояние исследуемого объекта.

На рис. 4, *А* представлены температурные кривые темнового дыхания двулетней хвои сосны. Они описывались экспоненциальной функцией. При этом уровень темнового дыхания хвои был тем выше, чем больше были размеры центрального побега и удельная фотосинтетическая продуктивность (УФП) двулетней хвои в фенофазу летней вегетации прошлого года. Расчет УФП был сделан ранее (Забуга, 2006).

Температурная кривая ночного дыхания хвои 2-го года жизни верхней части кроны сосны (рис. 4, *Б*), как и ее темнового дыхания (рис. 4, *А*), также носила экспоненциальный характер. В отличие от темнового дыхания не было установлено соответствия между скоростью ночного дыхания двулетней хвои и размерами центрального побега или ее удельной фотосинтетической продуктивностью в фенофазу летней вегетации предыдущего вегетационного периода. Возможно, это было обусловлено тем, что в ночные часы на протяжении большей части вегетационного периода сосны обыкновенной, растущей в условиях лесостепного Предбайкалья, преобладают низкие положительные температуры, которым соответствовал относительно низкий уровень ночного дыхания хвои. К тому же, как полагают (Cannell, Thornley, 2000), в течение ночи фотосинтетические белки ассимилирующих органов были не активны, что снижает дыхательные затраты на их поддержание, а в итоге и величину ночного дыхания. По-видимому, поэтому ноч-

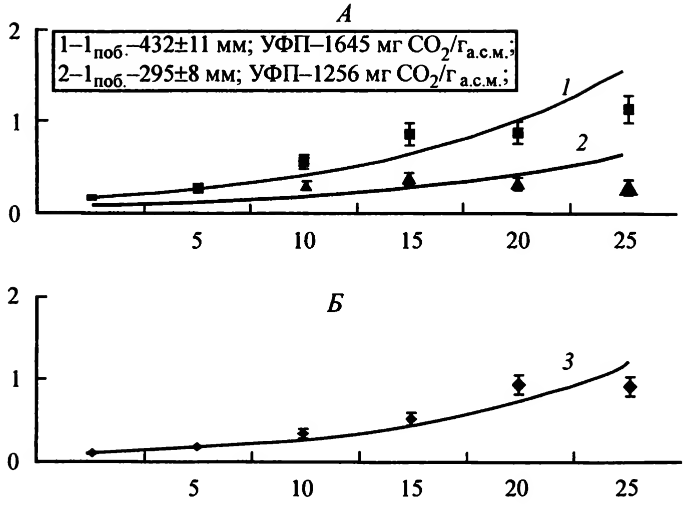


Рис. 4. Экологическая температурная зависимость темнового (*А*) и ночного (*Б*) дыхания двулетней хвои сосны обыкновенной.

По оси абсцисс дана температура воздуха, °С; по оси ординат — скорость газообмена CO_2, мг/(г$_{\text{а. с. м.}}$ · ч). *1*, *2* — температурная зависимость темнового дыхания в вегетации с высокой (*1*, 1977 г.) и низкой (*2* , 1978 г.) ростовой активностью побегов; *3* — температурная зависимость ночного дыхания двулетней хвои. В прямоугольнике на *А*: $l_{\text{поб.}}$ — длина центрального побега; УФП — удельная фотосинтетическая продуктивность двулетней хвои кроны за фенофазу летней вегетации предыдущего года, мг CO_2/г$_{\text{а. с. м.}}$. Величина УФП найдена суммированием площадей трапеций, определенных для каждого из периодов регистрации углекислотного газообмена хвои фенофазы летней вегетации сосны. Бары показывают ошибку среднего арифметического в долях от средней величины для $n = 3$ (n — биологическая повторность измерения). Каждая точка кривой рассчитана по выборке из 30—50 значений скорости дыхания хвои при соответствующей температуре.

ному дыханию хвои как одному из компонентов расходной статьи С-баланса в целом принадлежала не столь значительная роль, поскольку его доля от фотосинтетической продуктивности только у однолетней хвои составляла около 15 (рис. 5, *А*), а у двулетней — немного более 5 % (рис. 5, *Б*).

Кроме температуры для темнового дыхания двулетней хвои, как показал стандартизованный коэффициент множественной регрессии (β_j), имел значение запас доступной почвенной влаги ($\beta_{1977} = 0.431$ при $p = 0.01$; $\beta_{1978} = 0.925$ при $p = 0.00$), а их совместное с температурой и влажностью воздуха действие определяло в одни годы (1976—1977) около 25 % ($R = 0.49$), а в другие (1978—1980) — почти 90 % ($R = 0.94$) вариабельности ТД двулетней хвои.

Интенсивности темнового и ночного дыхания хвои сосны обыкновенной сопоставили с данными литературы (Ryan et al., 1996; Oleksyn et al., 1997; Vose, Ryan, 2002; Will et al., 2001). Оказалось, что по сравнению с другими видами сосен (*Pinus taeda*, *P. elliottii*, *P. heldreichi, P. radiata*) максимальная интенсивность темнового и ночного дыхания, полученная нами, была в 1.5—2.0 раза выше. Максимальные различия интенсивности ночного дыхания хвои сосны обыкновенной достигали более чем 2.5 раз (Hodges, Scott, 1968). Более высокий уровень темнового и ночного дыхания хвои сосны обыкновенной в условиях наблюдений, по-видимому, может быть объяснен следующим образом. Известно (Прокушкин, 1982), что жизнедеятельность сосны на почвах, подверженных значительному промерзанию (холодных почвах), отличалась увеличением в хвое общего содержания азота. Поскольку район наблюдений характеризует малое количество осадков в зимне-весенний период (30—40 мм), высота снежного покрова в лесу не превы-

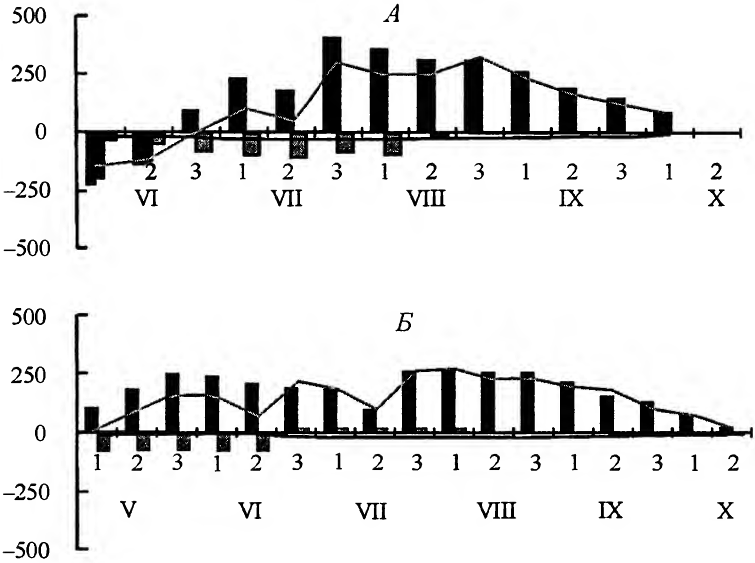


Рис. 5. Баланс углерода хвои текущего года жизни (*А*) и прошлогодней хвои (*Б*) побегов верхнего уровня кроны (пятая мутовка) сосны обыкновенной (1978).

По оси абсцисс — декады месяцев вегетационного периода; по оси ординат — компоненты углеродного баланса в мг С / г С за декаду. Черные столбики — фотосинтетическая продуктивность; светлые — прирост биомассы хвои; черная линия — ночное дыхание хвои; светлая линия — баланс С.

шала 40 см, что было одной из причин глубокого промерзания почвы. Прямые наблюдения за температурным режимом почвы показали, что отрицательная температура регистрировалась по всему исследуемому почвенному профилю до глубины 3 м и более, что могло обусловливать увеличение общего содержания азота в хвое деревьев сосны, произрастающих на этих почвах. Кроме того, исследуемое нами сосновое насаждение представляет собой возобновление на бывших сельскохозяйственных угодьях, где количество азота примерно в 2—3 раза превышало его содержание в обычных серых лесных почвах. Возможно, эти особенности условий произрастания сосны лежали в основе ее высокого темнового и ночного дыхания, поскольку между содержанием азота и дыханием органов в ряде работ была показана практически прямолинейная связь (Ryan et al., 1996; Vose, Ryan, 2002).

Дыхание хвои кроны определяли, опираясь на результаты изучения ночного дыхания. Ночное дыхание хвои кроны сосны рассчитывали по формуле

$$R_{\text{хв.}} = 10^{-3} \cdot (J_{nb} \cdot m_b + J_{na} \cdot m_a),$$

где $R_{\text{хв.}}$ — ночное дыхание хвои кроны за вегетацию, кг CO_2; J_{nb} — удельное ночное выделение за период до 20 июля, г CO_2/$\text{г}_{\text{а. с. м.}}$; m_b — масса хвои до 20 июля, г; J_{na} — удельное ночное выделение за период после 20 июля, г CO_2/$\text{г}_{\text{а. с. м.}}$; m_a — масса хвои после 20 июля, г.

Для оценки выделения CO_2 в ночном дыхании хвои кроны использовали его интенсивности, которые находили по температурной зависимости (рис. 4, *Б*), данные о средней за ночные часы температуре воздуха и продолжительности ночного периода в отдельные месяцы вегетации (астрономическая продолжительность ночи на географической широте места проведения исследований).

ТАБЛИЦА 2

Масса хвои кроны сосны обыкновенной

Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	Масса хвои 2-го года жизни, г		Общая масса хвои кроны, г	
	до 20.07	после 20.07	до 20.07	после 20.07
18	2952	3104	13276	12737
19	972	2120	10343	10429
20	3311	2785	12467	13834
21	3273	3063	15293	14815
22	2812	3615	14416	14169
23	3788	2538	15419	14169
24	3019	4333	14658	14036
Средняя	2875 ± 339	3080 ± 274	13696 ± 688	13456 ± 557

Примечание. К 20 июля в условиях района наблюдений заканчивается формирование молодой хвои. Диаметр ствола на высоте 1.3 м, выраженный целым числом, здесь и в табл. 3 соответствует следующим годам наблюдений: 1976 г. (18 см), 1981 г. (19 см), 1985 г. (20 см), 1988 г. (21 см), 1993 г. (22 см), 1998 г. (23 см), 2003 г. (24 см).

Суммарное выделение CO_2 дыхания за месяц (J) рассчитывали умножением скорости газообмена при данной температуре (кривая *3*, рис. 4, *Б*) на число часов, в течение которых эта температура имела место. Поскольку интенсивность ночного дыхания разновозрастной хвои в верхней, средней и нижней частях кроны изменялась в диапазоне малых величин, где достоверных различий между средними не было найдено, общее выделение углекислоты в ночном дыхании ассимилирующих органов рассчитывали по сумме ночных эмиссий CO_2 двулетней хвои за отдельные месяцы (J_n) начиная с апреля по октябрь и общей массе хвои в кроне (табл. 2). Выбор хвои данной возрастной группы был обусловлен еще и тем, что ее отличала немалая доля (18—31 %) в общей массе хвои в кроне (табл. 2), а также высокая производительность и положительный баланс газообмена в течение практически всей вегетации (рис. 5). При этом в расчетах ночного выделения CO_2 хвоей кроны до 20 июля использовали общую массу хвои, которая была зафиксирована в конце прошлого вегетационного периода (m_b). После 20 июля в расчетах дыхания кроны использовали массу хвои, которую определяли в конце текущей вегетации (m_a). Таким образом, до 20 июля ночное дыхание хвои кроны рассчитывали как произведение параметров J_{nb} и m_b, а после — J_{na} и m_a.

Выделение CO_2 хвоей кроны в ночном дыхании, рассчитанное по формуле, представили в табл. 3. Общее количество углекислоты, выделившейся в ночном дыхании, зависело главным образом от массы хвои в кроне. Удельное выделение CO_2 в отдельные годы в оба рассматриваемых периода (до и после 20 июля) существенных различий не имело. Расчеты показали, что величина ночного дыхания хвои в течение всего периода наблюдений изменялась в пределах от 3.8 до 6.2 кг CO_2 и составляла в среднем 5.3 ± 0.3 кг CO_2/модельное дерево за вегетацию, или 9.5 г С/дерево за ночные часы. Сравнение с данными литературы (Wang et al., 2002) показало, что полученная нами величина ночного дыхания составляла примерно половину от «видимого дыхания» хвои 20-летних деревьев сосны (18.3 г С/дерево за день).

Ночное дыхание хвои кроны сосны сопоставимо с дыханием других надземных органов сосны (Забуга, Забуга, 2005; Забуга, Забуга, 2006). Оказалось, что дыхание

ТАБЛИЦА 3

Выделение CO_2 в ночном дыхании хвои кроны сосны обыкновенной

Диаметр ствола на высоте 1.3 м	Месяцы							Удельное выделение CO_2 в ночном дыхании, мг/г$_{а.с.м.}$	Общее выделение, кг CO_2
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
18	0/30	2/43	6/48	11/86	7/78	3/60	−1/15	179*/181**	5.3
19	0.7/30	3.1/47	5.4/45	9.8/75	6.7/71	2.2/60	−0.4/15	172*/171**	3.8
20	0.5/66	2.1/34	6.0/48	9.4/75	7.0/75	2.5/47	0/47	197*/195**	5.2
21	0.8/66	2.6/36	5.5/46	9.1/73	7.7/89	2.9/51	−3.0/14	196*/179**	5.1
22	1.0/72	2.5/39	6.2/50	11.6/100	7.7/89	2.4/61	−1.0/19	226*/204**	6.1
23	1.0/72	2.7/41	5.3/43	11.0/90	8.6/96	2.5/55	−1.4/21	214*/204**	6.2
24	0/54	2.9/41	6.7/53	11.2/92	7.5/85	2.4/61	−0.5/13	207*/192**	5.7

Примечание. В числителе приведена среднемесячная ночная температура воздуха в °С, в знаменателе — удельное выделение CO_2 в ночном дыхании за месяц в мг/г$_{а.с.м.}$; * — суммарное удельное выделение CO_2 за период до 20 июля и ** — суммарное выделение CO_2 за период после 20 июля, мг/г$_{а.с.м.}$.

хвои составляло примерно четверть от суммарного дыхания ветвей и ствола. Ночное дыхание хвои и выделение CO_2 с поверхности ствола за вегетацию были ближе всего по своей величине в начале стадии кульминации текущего прироста сосны. На долю дыхания хвои кроны в общей его величине у надземных органов сосны приходилось около четверти. В целом дыхание хвои кроны модельных деревьев сосны было не намного меньше дыхания ствола, составляя от него примерно 4/5. По данным литературы (Шибистова и др., 2002), в сосновом древостое южной подзоны средней тайги Красноярского края даже была отмечена близость долей ночного дыхания хвои и дыхания стволов.

Заключение

Исследование газообмена CO_2 интактной хвои верхней, средней и нижней частей кроны модельных деревьев сосны показало, что доля дыхания ветки охвоенного побега была весьма существенной, составляя значительную долю в суммарном углекислотном газообмене, особенно у побегов верхней половины кроны в период их радиального прироста. Поэтому при измерении дыхательного газообмена CO_2 хвои верхней половины кроны учитывали углекислотный газообмен ветки, вычитая его величину из CO_2-газообмена охвоенного побега.

Суточные и сезонные динамики темнового дыхания интактной хвои были представлены двумя типами, один из которых наблюдали в фенофазы набухания почек и роста побегов, а другой — во второй половине фенофазы роста хвои и летней вегетации. В сезонной динамике уровень темнового дыхания двулетней хвои соответствовал величине ее удельной фотосинтетической продуктивности в фенофазу летней вегетации предыдущего года и размерам верхушечных побегов, сформированных у модельных деревьев сосны в текущем году. Таким образом, суточная и сезонная динамика темнового дыхания хвои была в значительной мере обусловлена эндогенными ритмами роста и развития сосны, включающими в себя, прежде всего, формирование «запаса» осенью прошлого и прирост новых побегов в следующем году.

Из внешних факторов на темновое дыхание хвои влияли не только температурные условия, но и влагообеспеченность среды. Так, дефицит запасов доступной почвенной влаги изменял обычную температурную реакцию темнового дыхания хвои и приводил к нарушению правила Вант-Гоффа в диапазоне температур 0—30°. Совместное действие температуры и влажности воздуха, запасов доступной почвенной влаги в вегетации с высоким уровнем темнового дыхания определяло 25, а низким — 90 % его вариабельности.

В ночном дыхании разновозрастной хвои (двулетняя и старше), имеющей разное местоположение в кроне, практически не было обнаружено достоверных различий. Если в углеродном балансе однолетней хвои на долю ночного дыхания приходилось около 15, то у двулетней — чуть более 5 %. Ночное дыхание двулетней хвои использовали для общей его оценки в масштабах всей кроны сосны. Расчеты показали, что в среднем на стадии кульминации текущего прироста соснового насаждения в ночном дыхании хвои кроны модельного дерева сосны за годы наблюдений выделялось более 5 кг CO_2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 39—52.

Болондинский В. К., Кайбияйнен Л. К. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 105—114.

Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск, 1976. 230 с.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Фотосинтез хвои разного возраста сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991. № 1. С. 20—30.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка затрат на дыхание ветвей кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по их радиальному росту // Бот. журн. 2005. № 12. С. 1867—1878.

Забуга Г. А. Эколого-физиологические аспекты продукционного процесса сосны обыкновенной в лесостепном Предбайкалье: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 2006. 44 с.

Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен хвойных. Екатеринбург, 1999. 108 с.

Каменецкая И. В. Изменение массы и морфологии хвои разных возрастов в кронах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по годам в разных типах леса. Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М., 1973. С. 64—87.

Киприн В. И. Схема многоканальной установки с ИК-газоанализатором для исследования фотосинтеза и дыхания растений // Сельскохозяйственная биология. 1972. Т. 7. С. 285—290.

Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. Фотосинтез и дыхание подроста. М., 1970. 184 с.

Малкина И. С. Обмен CO_2 молодых деревьев лиственницы // Лесоведение. 1995. № 5. С. 59—66.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 100 с.

Новицкая Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., 1971. 116 с.

Прокушкин С. Г. Минеральное питание сосны. Новосибирск, 1982. 190 с.

Роде А. А. Методы изучения водного режима почв. М., 1960. 243 с.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л., 1974. 112 с.

Судачкова Н. Е., Гирс Г. И., Прокушкин С. Г. и др. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирске, 1990. 248 с.

Ходасевич Э. В. Состояние фонда пигментов и пластид в онтогенезе листьев хвойных. Проблемы биосинтеза хлорофиллов. Минск, 1971. С. 178—198.

Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85—88.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г. и др. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.

Шибистова О. Б., Ллойд Д., Колле О. и др. Оценка аккумулирования CO_2 сосновым древостоем методом микровихревых пульсаций // Докл. РАН. 2002. Т. 383. № 3. С. 425—429.

Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск, 1991. 135 с.

Brooks J. R., Hinckley T. M., Ford E. D., Sprugel D. G. Foliage dark respiration in Abies amabilis (Dougl.) Forbes: variation within the canopy // Tree Physiology. 1991. Vol. 9. P. 325—338.

Cannell M. G. R., Thornley J. H. M. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles // Ann. Bot. 2000. Vol. 85. P. 345—54.

Eamus D., Myers B., Duff G., Williams R. A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian tree species of differing leaf life-span // Photosynthetica. 1999. Vol. 36. N 4. P. 575—586.

Falge E., Graber W., Siegwolf R., Tenhunen J. D. A model of the gas exchange response of Picea abies to habitat conditions // Trees. 1996. Vol. 10. N 5. P. 277—287.

Gao Q., Peng S., Zhao P. et al. Explanation of vegetation succession in subtropical southern China based on ecophysiological characteristics of plant species // Tree Physiology. 2003. Vol. 23. P. 641—648.

Griffin K. L., Anderson O. R., Tissue D. T. et al. Variations in dark respiration and mitochondrial numbers within needles of Pinus radiata grown in ambient or elevated CO_2 partial pressure // Tree Physiology. 2004. Vol. 24. P. 347—353.

Hamilton J. G., Thomas R. B., Delucia E. H. Direct and indirect effects of elevated CO_2 on leaf respiration in a forest ecosystem // Plant, Cell and Environment. 2001. Vol. 24. P. 975—982.

Hodges J. D., Scott D. R. M. Photosynthesis in seedlings of six conifer species under natural environmental conditions // Ecology. 1968. Vol. 49. N 5. P. 973—981.

Jach M. E., Ceulemans R. Short- versus long-term effects of elevated CO_2 on night-time respiration of needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Photosynthetica. 2000. Vol. 38. N 1. P. 57—67.

Kellomäki S., Wang K. Y. Growth, respiration and nitrogen content in needles of Scots pine exposed to elevated O_3 and CO_2 in the field // Environmental Pollution. 1998. Vol. 101. P. 263—274.

Lippu J. Redistribution of ^{14}C-Labelled Reserve Carbon in Pinus sylvestris Seedling during Shoot Elongation // Silva fenn. 1998. Vol. 32. P. 3—10.

Lusk C. H., Reich P. B. Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold-temperate tree species // Oecologia. 2000. Vol. 123. N 3. P. 318—329.

Oleksyn J., Tjoelker M. G., Konwińska G. et al. Needle CO_2 exchange, structure and defense traits in relation to needle age in *Pinus heldreichii* Christ — a relict of Tertiary flora — Trees — Structure and Function. 1997. Vol. 12. N 2. P. 82—89.

Oleksyn J., Zytkowiak R., Karolewski P. et al. Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations // Tree Physiology. 2000. Vol. 20. P. 837—847.

Ryan M. G., Hubbard R. M., Pongracic S. et al. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status // Tree Physiology. 1996. Vol. 16. P. 333—343.

Saxe H., Cannell M. G. R., Johnsen Ø. et al. Tree and forest functioning in response to global warming // New Phytologist. 2001. Vol. 149. P. 369—400.

Schulze E. D., Mooney H. A., Dunn E. Z. Wintertime photosynthesis of bristlecone pine (*Pinus aristata*) in the white mounting of California // Ecology. 1967. Vol. 48. N 6. P. 1044—1047.

Turnbull M. H., Whitehead D., Tissue D. T. et al. Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability // Tree Physiology. 2001. Vol. 21. P. 571—578.

Vose J. M., Ryan M. G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis // Global Change Biology. 2002. Vol. 8. P. 182—193.

Wang K.-Y., Zha T., Kellomäki S. Measuring and simulating crown respiration of Scots pine with increased temperature and carbon dioxide enrichment // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. P. 325—335.

Wibbe M. L., Blanke M. M., Lenz F. Effect of fruiting on carbon budgets of apple tree canopies // Trees. 1993. Vol. 8. N 1. P. 56—60.

Will R. E., Barron G. A., Burkes E. C. et al. Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and rate of stem volume growth of *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different densities // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 154. P. 155—163.

Zagirova S. V. CO_2 exchange and mesophyll structure in second-year needles of *Abies sibirica* Ledeb. // Russian J. Plant Physiol. 2003. Vol. 50. N 1. P. 41—43.

SUMMARY

Crown needles respiratory CO_2-exchange (dark respiration and night respiration) was investigated in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in forest-steppe districts if the Cisbaikal region. The height (m) of the sample trees and their stem diameter at the breast height (cm) were 12.1 and 18 in 1976, 22.2 and 24 in 2004 respectively. The rate of carbon dioxide exchange of the crown needles was studied with a CO_2 analyzer Infralit-III («Junkolor», Germany). CO_2-exchange was measured during the vegetation periods of 1976—1986, and crown needles biomass up to 2004.

The branch CO_2 evolution was a significant part in the total carbon dioxide exchange of a shoot, especially during its radial growth period. So the branch respiration was excluded when needles CO_2 evolution was determined. It has been shown that diurnal changes of dark respiration differed depending on phenological phases of shoot growth and summer vegetation. On the whole, diurnal and seasonal dynamics of dark respiration on needles were influenced by the endogen factors of growth and development of the Scots pine consisting of autumn storage and shoots increment.

Intensity of dark respiration of needles depended on both the air temperature and humidity conditions. The combined effect of variability of air temperature, air moisture and available soil moisture gave consequently for vegetation with high and low growth activity of current year shoots amounting to about 25 and 90 %.

No difference were found between nigh respiration of differently aged and differently located needles. Two-year-old needles night respiration was used for integral estimation of pine crown CO_2 evolution. Average of many years crown needles night respiration were more 5 kg, i. e. close to CO_2 evolution from trunk surface in the beginning of culmination growth pine stand study and CO_2 evolution from crown branches in it the end. Total crown CO_2 evolution were more 9 kg or 4/5 and 2/5 from the trunk and upper earth biomass of model Scots pine trees respectively.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] И. С. Трифонова[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*PENNATOPHYCEAE*) ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

S. I. GENKAL, I. S. TRIFONOVA.
ADDITIONS TO THE FLORA OF DIATOMS (*PENNATOPHYCEAE*) OF LADOGA LAKE

[1] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: itrifonova@mail.ru
Поступила 17.05.2007
Окончательный вариант получен 05.12.2007

Видовой список пеннатных диатомовых водорослей Ладожского озера увеличен на 30 таксонов. Среди них таксоны, известные для Онежского озера (5) и новые для России (*Cymbopleura subanglica*, *Planothidium lanceolatoides*). Среди новых для флоры озера таксонов половину составляют космополиты; отмечено сопоставимое с литературными данными число мезогалобов (5).

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Pennatophyceae*, Ладожское озеро.

Одной из первых работ, посвященных подробному изучению планктонных водорослей Ладожского озера, в том числе *Bacillariophyta*, является монография Е. Н. Болохонцева (1909). Им было обнаружено 204 таксона диатомовых водорослей, из них 181 пеннатных. Н. А. Петровой (1959, 1961) в планктоне Якимварского залива Ладожского озера было зафиксировано 136 видов, разновидностей и форм *Bacillariophyta* (*Pennatophyceae* — 112). В обобщающей работе 1960-х годов по видовому составу *Bacillariophyta* Ладожского озера приводятся соответственно 274 таксона (*Pennatophyceae* — 241) (Давыдова, Петрова, 1968), а для 1970—1980-х годов — 264 (*Pennatophyceae* — 233) (Давыдова, 1985). Всего в выше перечисленных работах по Ладожскому озеру по результатам световой микроскопии отмечено 290 видов, разновидностей и форм пеннатных диатомовых. Изучение фитопланктона озера с помощью методов электронной микроскопии позволило уточнить видовой состав *Centrophyceae* Ладожского озера и выявить новых представителей этого класса (Генкал, Трифонова, 2003).

Цель настоящего исследования — на основе электронно-микроскопического изучения и современных представлений о систематике отдельных видов и родов уточнить видовой состав планктонных *Pennatophyceae* Ладожского озера.

Материал и методика

Материалом для наших исследований послужили пробы фитопланктона, собранные в 2003 г. (май, август) в разных районах Ладожского озера: в центральной части озера на станциях (ст.) продольного разреза (ст. 55, 82, 25), в Свирской губе (ст. 17), губе Петрокрепость (ст. А, Е), в зоне влияния рек Сясь (ст. 5), Волхов (ст. 1), Бурная (ст. 61), в северной шхерной части озера у Сортовалы и Ляскеля.

Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ JSM-25S. Для определения диатомовых использовали современные определители и систематические сводки (Определитель.., 1951; Голлербах, Красавина, 1971; Красавина, Цветкова, 1983; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Krammer, 2003) и отдельные статьи (Генкал, Поповская, 2003).

Результаты и обсуждение

В результате наших исследований было выявлено 87 таксонов пеннатных диатомовых водорослей, в том числе 30 новых для флоры Ладожского озера и 2 новых для России. Ниже приводятся данные по их распространению и синонимике, а для редких и новых для России таксонов — краткие описания с оригинальными микрофотографиями.

1. *Brachysira neoexilis* Lange-Bertalot. — *Navicula exilis* Kütz., *N. variabilis* var. *capitata* Ross, *Anomoeoneis exilis* (Kütz.) Cl, *A. exilis* (Kütz.) Grun. Ляскеля. Широко распространенный вид, найден в Онежском озере (Давыдова, 1985).

2. *Cocconeis placentula* var. *lineata* (Ehr.) V. H. — *C. lineata* Ehr. Волховская губа. Широко распространенная разновидность.

3. *Cymbopleura subanglica* Krammer (табл. I, *1*). Створка 47.7 мкм дл., 13.3 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм. Ляскеля. Новый для флоры России вид. Финляндия (Krammer, 2003).

4. *Diploneis puella* (Schum.) Cl. Губа Петрокрепость. Широко распространенный вид.

5. *Eolimna subminuscula* (Manguin) Gerd Moser (табл. I, *2*) — *Navicula subminuscula* Manguin, *N. luzonensis* Hust., *N. demisza* Hust., *N. frigalis* Hust., *N. vaucheriae* Petersen, *N. perparva* Hust. Створка 14 мкм дл., 8.1 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм, ареол 30 в 10 мкм. Губа Петрокрепость. Волжские водохранилища (Корнева, Генкал, 2000), Европейский Северо-Восток (Лосева и др., 2004).

6. *Eucocconeis laevis* (Oestr.) Lange-Bert. (табл. I, *3*). — *Achnanthes laevis* Oestr. Створка 15.4 мкм дл., 6.3 мкм шир., штрихов 34 в 10 мкм. Ляскеля. Карелия (Генкал, Комулайнен, 2000), Русская Арктика (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Генкал, Вехов, 2007).

7. *Fragilaria dilatata* (Bréb.) Lange-Bert. — *Synedra dilatata* Bréb., *S. capitata* Ehr., *S. hastate* Rabenh., *Fragilaria capitata* (Ehr.) Lange-Bert. Ляскеля. Широко распространенный вид, найден в Онежском озере (Давыдова, 1985).

8. *F. exigua* Grun. (табл. I, *4*). Створка 9.4 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм. Центральная Ладога. Карелия (Генкал, Комулайнен, 2008).

9. *F. fasciculata* (Ag.) Lange-Bert. — *Diatoma fasciculatum* Ag., *Diatoma tabelatum* Ag., *Synedra fasciculata* Ehr., *S. affinis* Kütz., *S. hamata* W. Sm. Волховская губа. Широко распространенный вид.

10. *Navicula antonii* Lange-Bert. (табл. I, *5*). — *N. menisculus* var. *grunowii* Lange-Bert. Створки 24.2—24.5 мкм дл., 7—7.7 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм, ли-

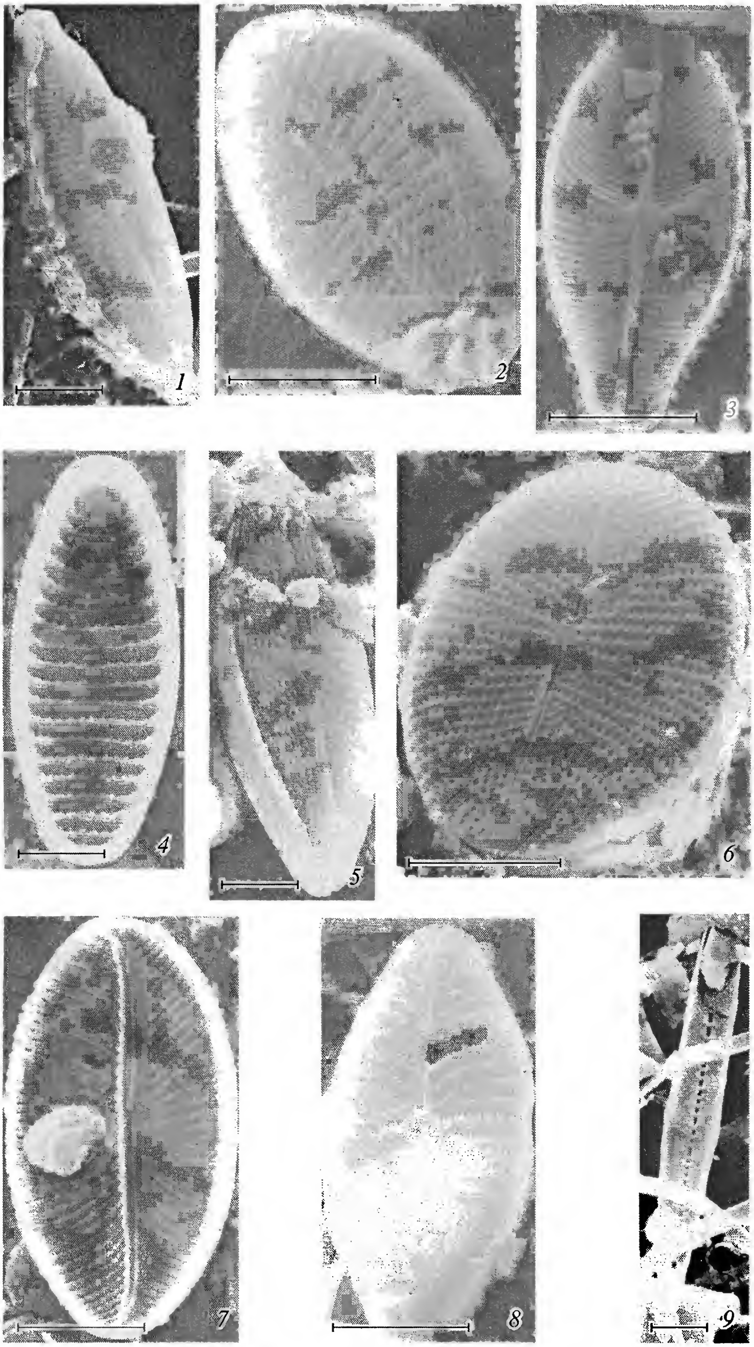


Таблица I.

1 — *Cymbopleura subanglica*; *2* — *Eolimna subminuscula*; *3* — *Eucocconeis laevis*; *4* — *Fragilaria exigua*; *5* — *Navicula antoni*; *6*, *7* — *N. jaernefeltii*; *8* — *N. porifera* var. *opportuna*; *9* — *Nitzschia acula*. *1*, *2*, *5*, *6*, *8* — створка с наружной поверхности; *3*, *4*, *7*, *9* — створка с внутренней поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *9* — 10; *2*, *3*, *5*—*8* — 5; *4* — 2.

К с. 33

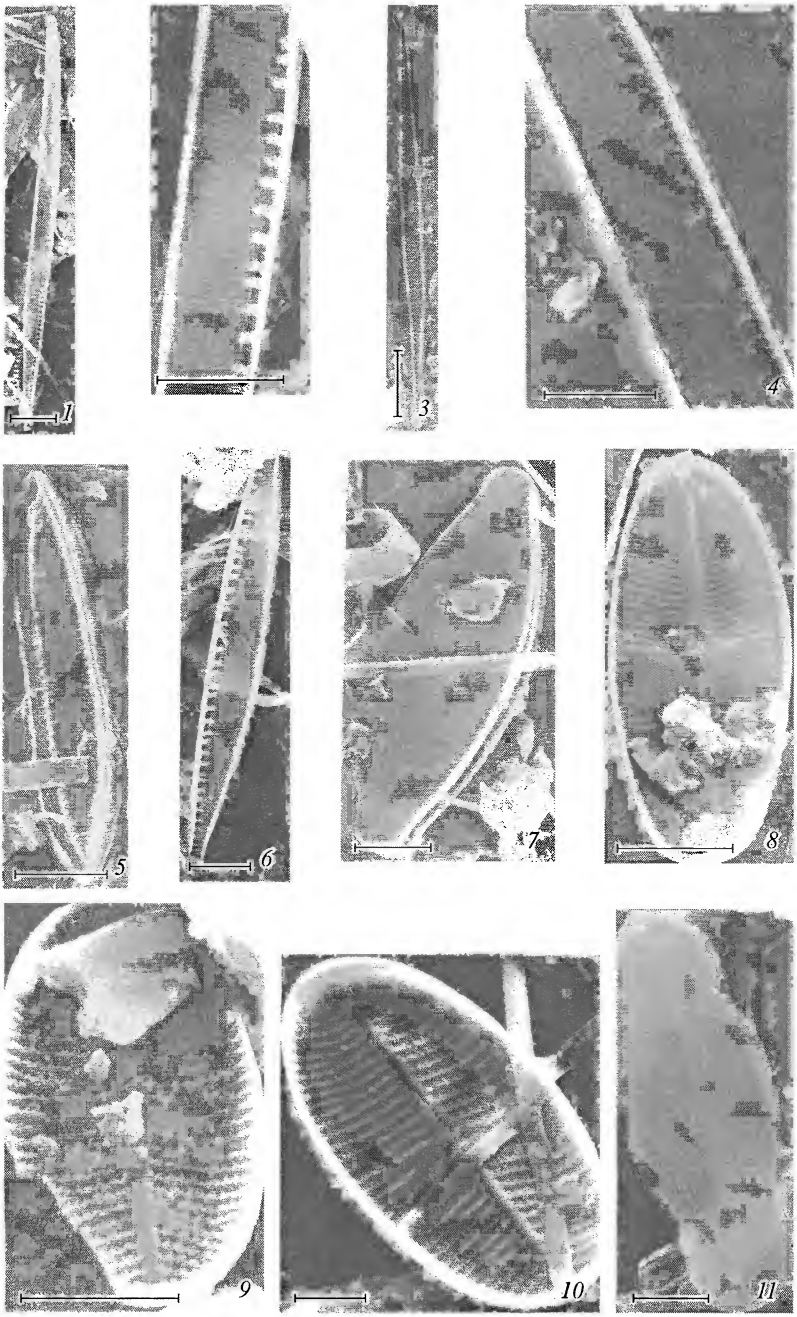


Таблица II.

1, 2 — Nitzschia flexa; *3, 4 — N. graciliformis*; *5 — N. littoralis*; *6 — N. pura*; *7 — Planothidium lanceolatoides*; *8—10 — P. helveticum*; *11 — P. ventralis*. *1—4*, *6*, *8—10* — створка с внутренней поверхности; *5*, *7*, *11* — створка с наружной поверхности (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *5* — 10; *2*, *6—9* — 5; *4*, *10*, *11* — 2.

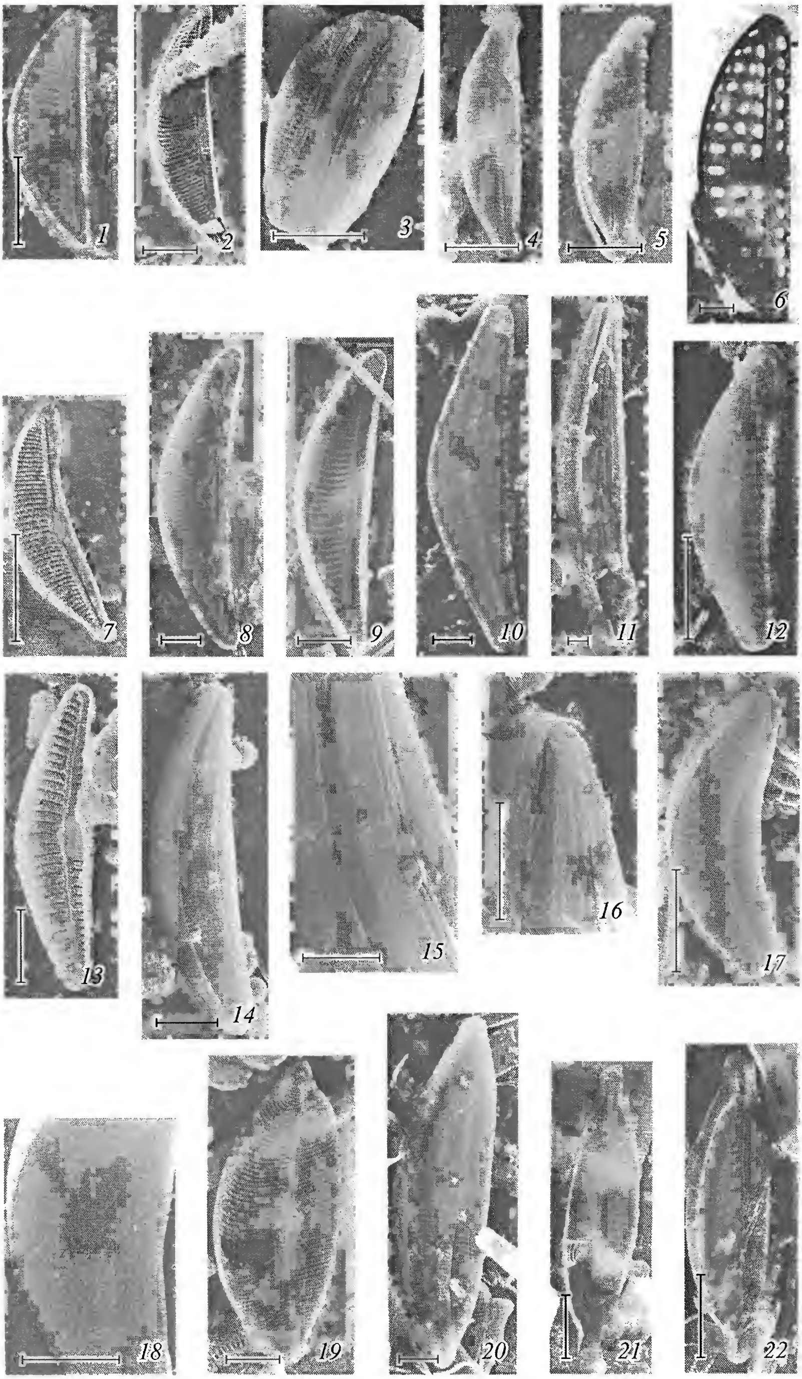


Таблица I. Электронные микрофотографии створок.

1—3 — *Amphora libyca*; *4*, *5* — *A. montana*; *6* — *A. pediculus*; *7* — *A. veneta*; *8* — *Amphora* sp. 1; *9* — *Amphora* sp. 2; *10* — *Cymbella neocistula*; *11* — *C. peraspera*; *12*, *13* — *C. pervarians*; *14—16* — *Cymbella* sp. 1; *17*, *18* — *Cymbella* sp. 2; *19* — *Cymbopleura anglica*; *20* — *Cymbopleura* cf. *lata* var. *truncata*; *21*, *22* — *C. naviculiformis*. СЭМ: *1* — *5*, *7—22*. ТЭМ: *6*. Створки с внутренней поверхности: *2*, *4*, *7—9*, *13*, *21*. Створки с наружной поверхности: *1*, *3*, *5*, *10—12*, *14—20*, *22*. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *7*, *8*, *10*, *12—17*, *19—22* — 10; *4*, *5*, *9*, *18* — 5; *6*, *11* — 1.

К с. 39

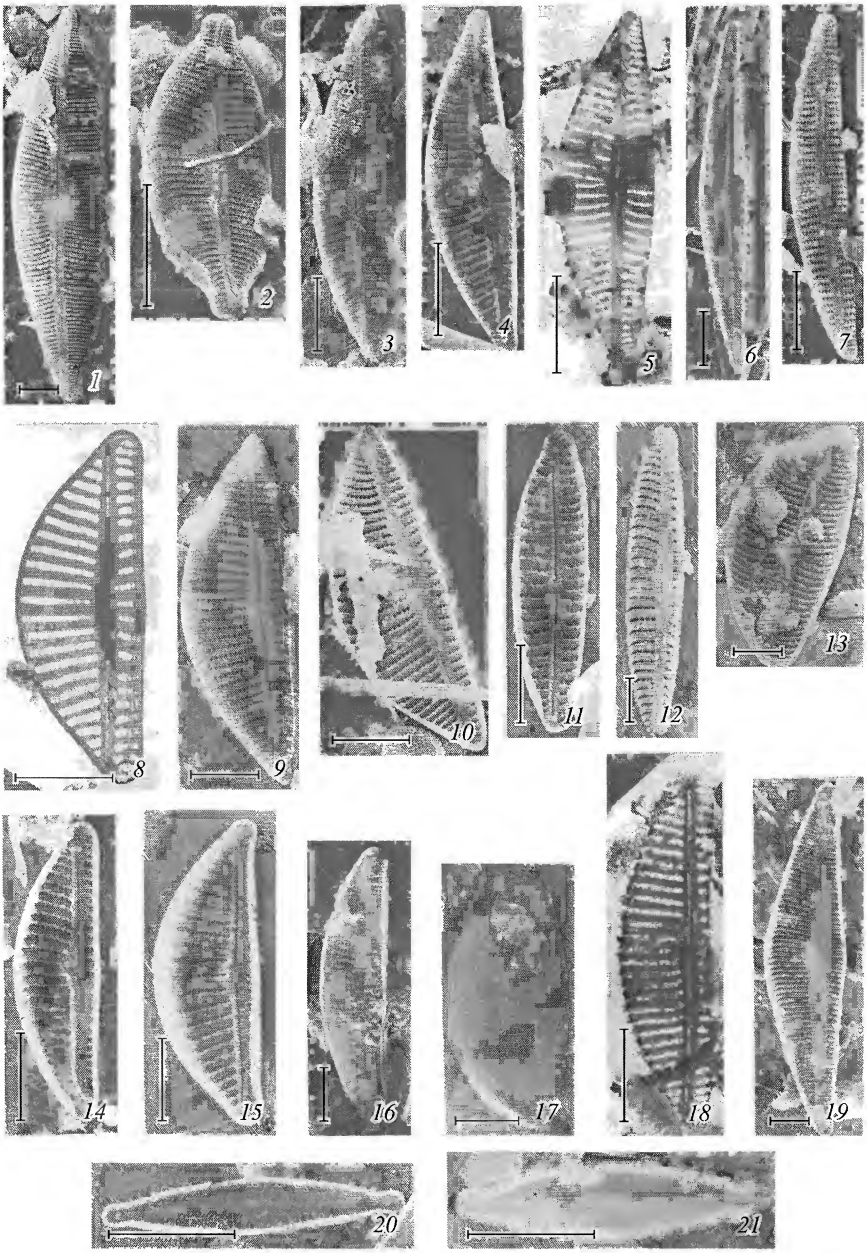


Таблица II. Электронные микрофотографии створок.

1 — *Cymbopleura perprocera*; *2* — *Cymbopleura* sp.; *3—5* — *Encyonema hebridicum*; *6, 7* — *E. lunatum*; *8* — *E. minutum*; *9, 10* — *E. perelginense*; *11, 12* — *E. perpusillum*; *13* — *E. prostatum*; *14* — *E. silesiacum*; *15* — *E. ventricosum*; *16* — *Encyonema* sp. 1; *17* — *Encyonema* sp. 2; *18* — *Encyonema* sp. 3; *19* — *Encyonema* sp. 4; *20* — *Encyonopsis subminuta*; *21* — *Encyonopsis* sp. СЭМ: *1—4, 6, 7, 9—17, 19—21*. ТЭМ: *5, 8, 18*. Створки с внутренней поверхности: *4, 6, 10, 11, 13—15, 19—21*. Створки с наружной поверхности: *1—3, 7, 9, 12, 16, 17*. Масштабные линейки, мкм: *1—7, 9, 10, 13, 19—21* — 10; *8, 11, 12, 14—18* — 5.

К ст. Э. В. Бойко, с. 78

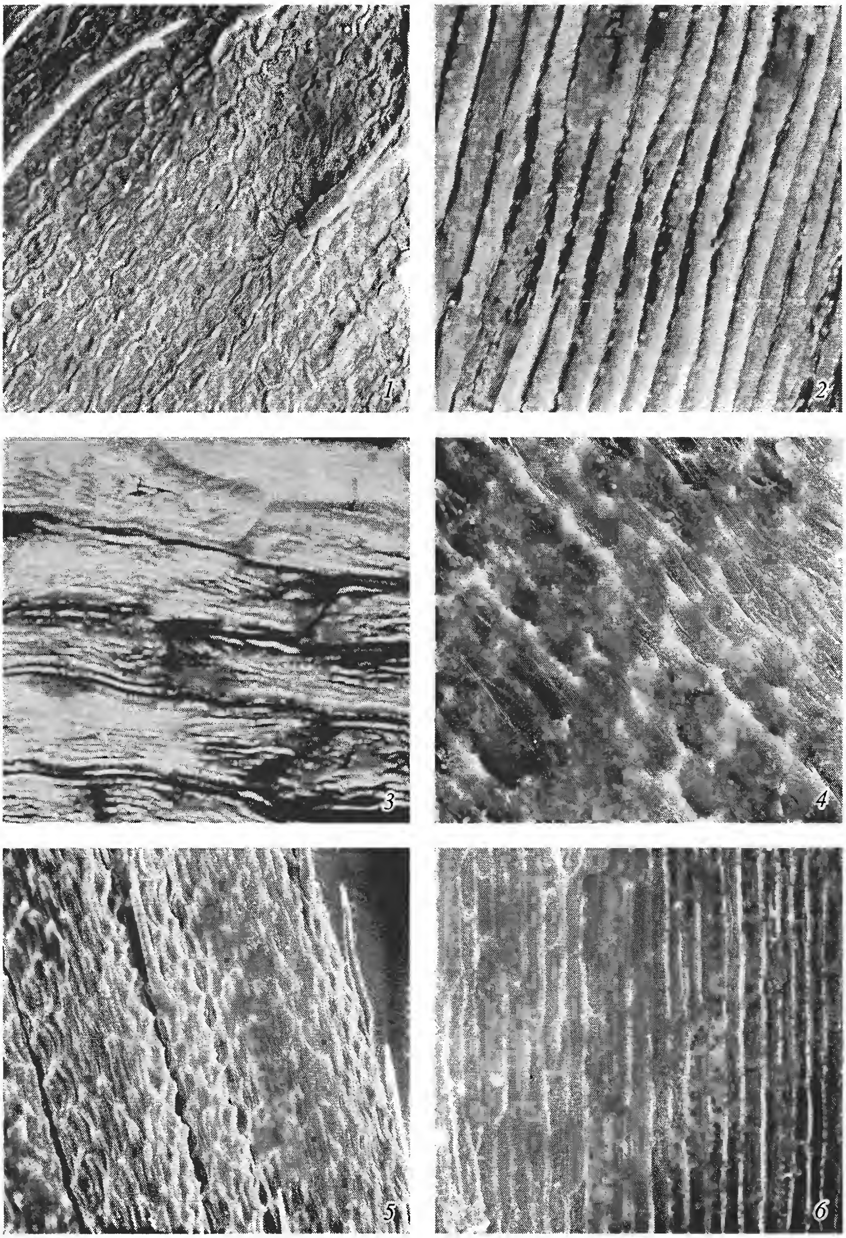


Таблица I. Строение поверхности семянок видов *Bidens*.

1 — *B. frondosa*, *2* — *B. cernua*, *3* — *B. radiata*, *4* — *B. maximowicziana*, *5* — *B. parviflora*, *6* — *B. tripartita*. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5*, *6* — 16; *2* — 10; *3*, *4* — 6.

К с. 79

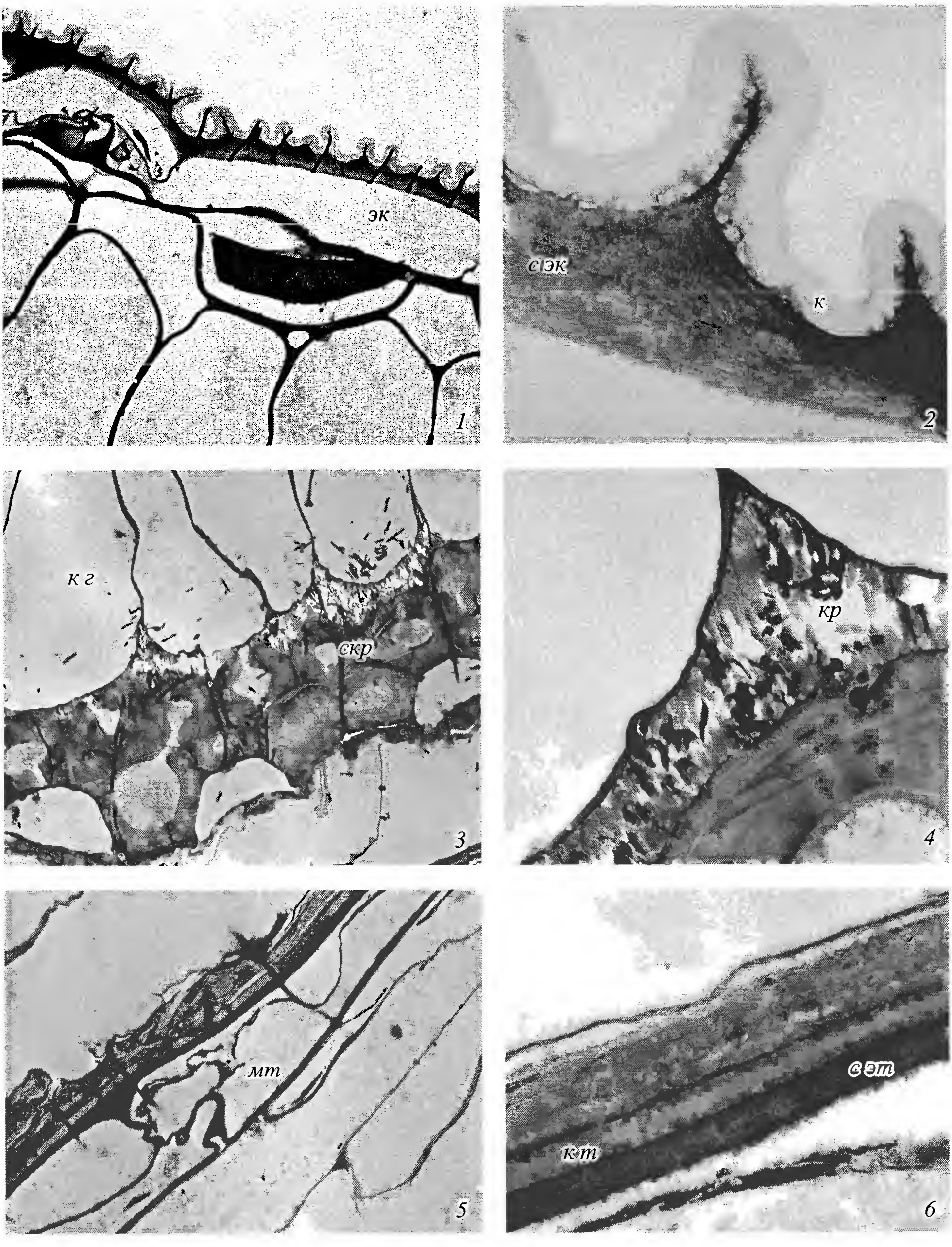


Таблица II. Фрагменты перикарпия и тесты *Bidens frondosa.*

1 — экзокарпий и верхняя часть клеток гиподермы; *2* — кутикула на выросте наружной периклинальной стенки экзокарпия; *3* — внутренняя часть клеток гиподермы, кристаллосодержащий слой (фитомелан) и клетки внутренней части перикарпия; *4* — кристаллы фитомелана в межклетнике; *5* — место соприкосновения внутренних слоев клеток перикарпия и тесты; *6* — кутикула тесты. *к* — кутикула перикарпия, *к г* — клетки гиподермы, *к т* — кутикула тесты, *кр* — кристаллы, *мт* — мезотеста, *скр* — склеренхима, *с эк* — наружная периклинальная стенка экзокарпия, *с эт* — наружная периклинальная стенка экзотесты, *эк* — экзокарпий. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3* — 10; *2*, *6* — 1; *4* — 2; *5* — 6.

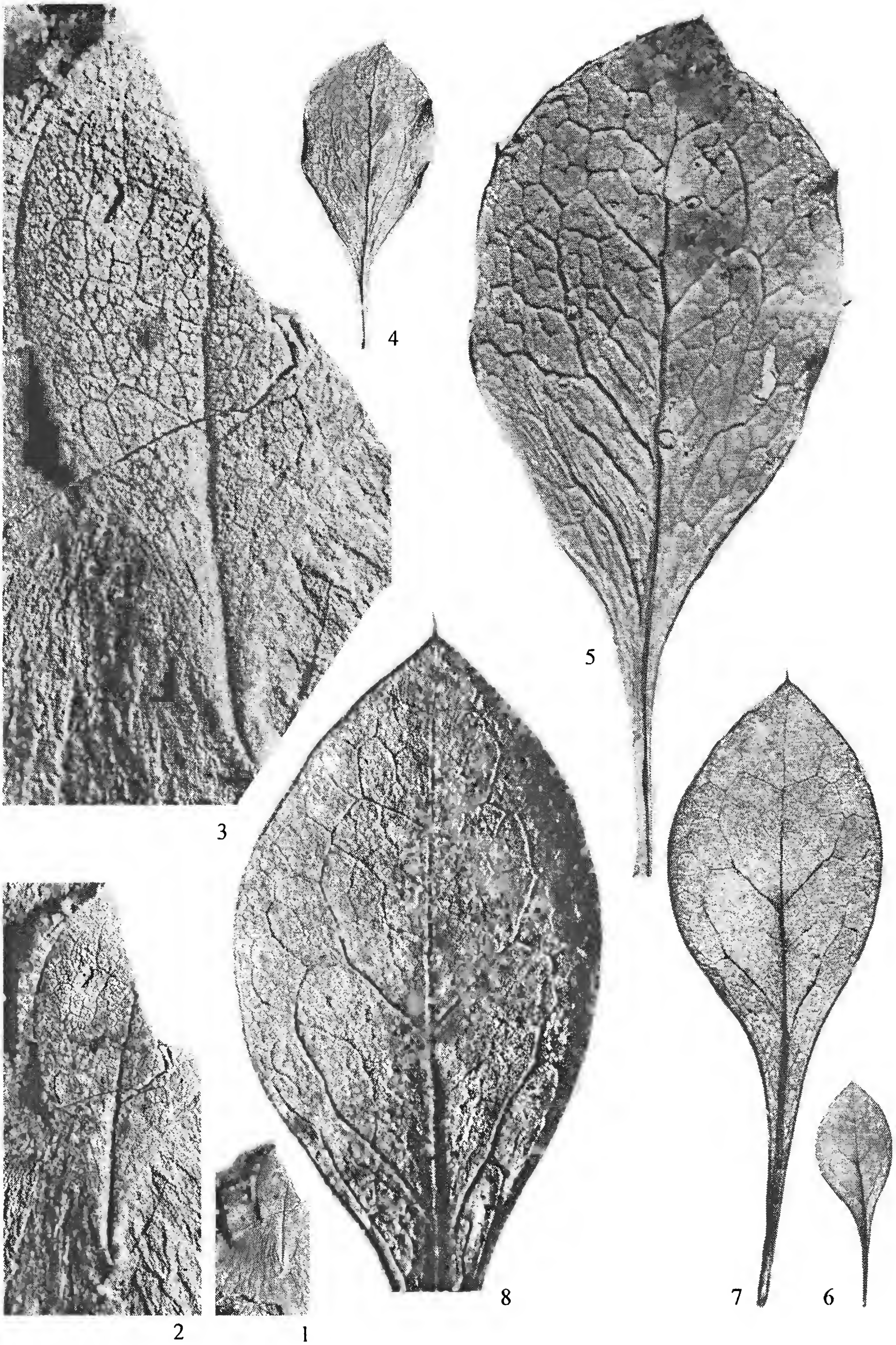


Таблица. Листья *Berberis pseudouliginosa*, *B. turkomanica* и *B. thunbergii*.

1 — *Berberis pseudouliginosa*, голотип, средний миоцен, верхи конкского горизонта, Северное Приазовье, образец 1014а, кол. 982; *2* — то же, ×3; *3* — то же, ×6; *4* — *B. turkomanica* Karel., Туркмения, Юго-Восточный Копет-Даг, К. В. Баклевский, № 512 [LE]; *5* — то же, ×3; *6* — *B. thunbergii* DC., Japonia, Jokogama, Maximovicz, 5 Mai 1862 [LE]; *7* — то же, ×3.

неол 30 в 10 мкм. Волховская губа. Р. Нарва и Нарвское водохранилище (Генкал, Трифонова, 2007).

11. *N. capitatoradiata* Germ. — *N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun., *N. salinarum* var. *intermedia* (Grun.) Cl. Волховская губа. Космополит, найден в Онежском озере (Давыдова, 1985).

12. *N. gregaria* Donk. — *N. gregalis* Choln. Волховская губа. Космополит.

13. *N. jaernefeltii* Hust. (табл. I, *6*, *7*). Створки 7—20 мкм дл., 5.5—10.9 мкм шир., штрихов 22—30 в 10 мкм. Ляскеля. Европейский Северо-Восток (Лосева и др., 2004), Русская Арктика (Генкал, Вехов, 2007).

14. *N. porifera* var. *opportuna* (Hust.) Lange-Bert. (табл. I, *8*). — *N. opportuna* Hust. Створки 14—19.2 мкм дл., 6.8—7.7 мкм шир., штрихов 13—16 в 10 мкм. Ляскеля. Европейский Северо-Восток (Лосева и др., 2004).

15. *N. trivialis* Lange-Bert. Створка 44.2 мкм дл., 11 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм, линеол 25 в 10 мкм. Ляскеля. Волжские водохранилища (Корнева, Генкал, 2000), Европейский Северо-Восток (Лосева и др., 2004), Русская Арктика (Генкал, Вехов, 2007)

16. *Nitzschia acula* Hantzsch (табл. I, *9*). Створки 71—154 мкм дл., 6.3—8.5 мкм шир., фибул 7—8 в 10 мкм, штрихов 38—40 в 10 мкм. Волховская губа. Волжские водохранилища (Корнева, Генкал, 2000).

17. *N. debilis* (Arnott) Grun. — *Tryblionella debilis* Arnott, *Nitzschia tryblionella* var. *debilis* (Arnott) Hust. Волховская губа. Космополит.

18. *N. fasciculata* (Grun.) Grun. Волховская губа. Космополит.

19. *N. flexa* Schum. (табл. II, *1*, *2*). — *N. vermicularis* var. *flexa* (Schum.) A. Cl. Створка 93.3 мкм дл., 4.4 мкм шир., фибул 11 в 10 мкм, штрихов 37 в 10 мкм. Волховская губа. Р. Нарва и Нарвское водохранилище (Генкал, Трифонова, 2007).

20. *N. graciliformis* Lange-Bert. et Sim. emend Genkal et Popovskaya (табл. II, *3*, *4*). — *N. graciloides* Hust., *N.draveillensis* Coste et Ricard. Створки 62.8—71 мкм дл., 2.2—2.9 мкм шир., фибул 16—20 в 10 мкм, штрихов 44—60 в 10 мкм. Волховская губа. Волжские водохранилища, р. Селенга, оз. Байкал (Генкал, Поповская, 2003), Полярный Урал (Богданов и др., 2004).

21. *N. littoralis* Grun. (табл. II, *5*). — *N. tryblionella* var. *littoralis* (Grun.) Grun. Створки 46.7—48.9 мкм дл., 8.9—10 мкм шир., фибул 6—9 в 10 мкм, штрихов 32—50 в 10 мкм. Волховская губа. Челябинская область (Ярушина и др., 2004).

22. *N. microcephala* Grun. Волховская губа. Космополит.

23. *N. pura* Hust. (табл. II, *6*). Створка 45 мкм дл., 4.2 мкм шир., фибул 11 в 10 мкм, штрихов 50 в 10 мкм. Волховская губа. Русская Арктика (Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Генкал, Вехов, 2007).

24. *Oestrupia zachariasii* (Reichelt) Hust. — *Navicula zachariasii* Reichelt, *Caloneis zachariasii* (Reichelt) Hust. Губа Петрокрепость. Европа, найден в Онежском озере (Давыдова, 1985).

25. *Planothidium lanceolatoides* (Sovereign) Lange-Bert. (табл. II, *7*). — *Achnanthes lanceolatoides* Sovereign. Створка 29.3 мкм дл., 10 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм. Волховская губа. Новый для флоры России вид. Северная Америка и Европа, северо-альпийский вид, характерен для олиготрофных водоемов.

26. *Psammothidium helveticum* (Hust.) Bukht. et Round. (табл. II, *8—10*). — *Achnanthes austriaca* var. *helvetica* Hust., *A. kenyae* Choln., *A. helvetica* (Hust.) Lange-Bert., *A. helvetica* f. *minor* Flower et Jones, *A. helvetica* var. *alpina* Flower et Jones. Створки 11.3—18 мкм дл., 5—8.6 мкм шир., штрихов 22—33 в 10 мкм. Ляскеля. Русская Арктика (Ланге-Берталот и др., 2002), Карелия (Генкал, Комулайнен, 2008), Камчатка (Генкал и др., 2007).

27. *P. ventralis* (Krasske) Bukht. et Round (табл. II, *11*). — *Navicula ventralis* Krasske, *Achnanthes sublaevis* Hust., *A. kryophila* var. *protracta* Hust., *A. sublaevis* var. *crassa* Reimer, *A. ventralis* (Krasske) Lange-Bert. Створка 12 мкм дл., 4.7 мкм шир., штрихов 30 в 10 мкм. Ляскеля. Европейский Северо-Восток (Лосева и др., 2004).

28. *Sellaphora pupula* (Kütz.) Mer. — *Navicula pupula* Kütz. Ляскеля. Космополит, найден в Онежском озере (Давыдова, 1985).

29. *Surirella amphioxys* W. Sm. — *S. moelleriana* Grun. Ляскеля. Космополит.

30. *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bert. — *S. ovata* var. *marina* Bréb. Волховская губа. Волжские водохранилища (Корнева, Генкал, 2000).

Из 30 новых для флоры Ладожского озера 5 видов (*Brachysira neoexilis, Fragilaria dilatata, Navicula capitatoradiata, Oestrupia zachariasii, Sellaphora pupula*) ранее отмечены для Онежского озера (Давыдова, 1985). По данным Н. Н. Давыдовой и Н. А. Петровой (1968), по отношению к галобности среди обнаруженных ими в Ладожском озере пеннатных диатомовых (более 240 видов, разновидностей и форм) преобладали индифференты и галофобы и было отмечено только 5 мезогалобов (*Synedra pulchella* var. *lacerata* Hust., *Diploneis litoralis* var. *arctica* Cl., *Amphora coffeaformis* (Ag.) Kütz., *Nitzschia vitrea* Normann, *Campylodiscus echeneis* Ehr.). Среди выявленных нами 30 новых для флоры озера таксонов зафиксировано также 5 мезогалобов (*Diploneis puella*, *Fragilaria fasciculata*, *Navicula gregaria*, *Nitzschia debilis*, *N. fasciculata*). По географическому распространению немногим более половины (144) составляли космополиты (Давыдова, Петрова, 1968). Последние среди новых представителей *Pennatophyceae* составили более половины (16 видов и разновидностей). Новые для флоры России *Cymbopleura subanglica* и *Planothidium lanceolatoides* относятся к видам с ограниченным ареалом.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Гаврилов А. Л. и др. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург, 2004. 167 с.

Болохонцев Е. Н. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера. (Ладожское озеро, как источник водоснабжения г. С.-Петербурга) // СПб., 1909. 235 с.

Генкал С. И., Вехов Н. В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики: архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. М., 2007. 64 с.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Бассейн р. Лижмы // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 63—66.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 3. С. 393—398.

Генкал С. И., Поповская Г. И. О морфологической изменчивости некоторых представителей рода *Nitzschia* (*Bacillariophyta*) // Биология внутр. вод. 2003. № 3. С. 54—59.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Материалы к флоре *Bacillariophyta* р. Нарвы и Нарвского водохранилища. 2. Pennatophyceae // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 28—32.

Генкал С. И., Лепская Е. В., Лупикина Е. Г. Диатомовые водоросли озера Хангар (Камчатка, Россия) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 20—27.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Водоросли: Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л., 1971. 624 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Давыдова Н. Н., Петрова Н. А. Эколого-систематическая характеристика водорослей Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Тр. ЛГУ, лаб. озероведения. 1968. Т. 21. С. 175—200.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Отв. ред. В. Н. Яковлев. Ярославль, 2000. С. 5—112.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н. Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям. 1961—1970». Л., 1983. 460 с.

Ланге-Берталот Х., Генкал С. И., Вехов Н. В. Дополнения к флоре пресноводных *Bacillariophyta* Российской Арктики // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С.51—54.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 620 с.

Петрова Н. А. К характеристике фитопланктона Якимварского залива Ладожского озера // Бот. журн. 1959. Т. 19. № 9. С. 1311—1314.

Петрова Н. А. Состав и динамика фитопланктона Якимварского залива // Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. Тр. лаб. озероведения АН СССР. М.; Л., 1961. Т. 12. С. 211—235.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Еремкина Т. В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 308 с.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 1. *Naviculaceae* // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, 1986. Bd 2/1. S. 1—876.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 2. *Epithemiaceae*, *Bacillariaceae*, *Surirellaceae* // Ibid. Stuttgart, 1988. Bd 2/2. S. 1—536.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 3. *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Ibid. Stuttgart, 1991a. Bd 2/3. S. 1—576.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. T. 4. *Achnanthaceae*, Kritische Erganzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema* // Ibid. Stuttgart, 1991b. Bd 2/4. S. 1—437.

Krammer K. Diatoms of Europe. Vol. 4. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. 2003. 530 p.

Lange-Bertalot H., Moser G. Brachysira // Biblioteca diatomologica. 1994. Bd 29. 212 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia I // Iconographia Diatomologica. 1999. Vol. 6. P. 7—271.

Lange-Bertalot H. Diatoms of Europe. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu stricto. Frustulia, 2001. 526 p.

SUMMARY

Recent materials on the phytoplankton from Ladoga Lake were studied using scanning electrone microscopy, and the list of pennate diatoms of the Lake was added by 30 taxa including those known for Onega Lake (5) and new to flora of Russia (*Cymbopleura subanglica*, *Planothidium lanceolatoides*). Cosmopolites number a half of the taxa new to the Ladoga Lake flora, and the number of mesohalobes (5) is comparable with literature data.

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© М. С. Куликовский

ВИДОВОЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ (*BACILLARIOPHYTA*) НЕКОТОРЫХ СФАГНОВЫХ БОЛОТ РУССКОЙ РАВНИНЫ. 3. СЕМЕЙСТВО *CYMBELLACEAE*

M. S. KULIKOVSKIY. SPECIES COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF THE PENNATE DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) FROM SOME SPHAGNOUS BOGS OF THE RUSSIAN PLAIN. 3. *CYMBELLACEAE*

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Поступила 02.03.2007
Окончательный вариант получен 11.12.2007

В изученных болотах Приволжской возвышенности (Пензенская обл.) и Полистово-Ловатском сфагновом массиве в пределах Рдейского государственного природного заповедника выявлено 30 видов сем. *Cymbellaceae*, из которых 10 определены до рода. Впервые для флоры России указываются *Cymbopleura perprocera*, *Encyonema perelginense*. Все виды иллюстрированы оригинальными микрофотографиями.

Ключевые слова: *Cymbellaceae*, видовой состав, морфология, сфагновые болота, Русская равнина.

Статья является третьей в цикле работ, посвященных видовому составу и морфологии диатомовых сфагновых болот. В первых статьях анализировался состав представителей рода *Eunotia* Ehr. и сем. *Fragilariaceae* (Куликовский, 2007, 2008).

Флора сфагновых болот России включает большое разнообразие диатомовых. Представители *Cymbellaceae* входят в состав ведущих семейств, уступая лишь *Naviculaceae* и *Eunotiaceae* (Куликовский, 2007а). По литературным данным, в сфагновых болотах России известно 9 видов, относящихся к 4 родам цимбеллоидных диатомовых: *Amphora ovalis* Kütz., *Cymbella cymbiformis* (Ag.) V. H., *C. laevis* Naeg., *Cymbopleura amphicephala* (Naeg.) Krammer (=*Cymbella amphicephala* Naeg.), *C. cuspidata* (Kütz.) Lange-Bert. (=*Cymbella cuspidata* Kütz.), *C. naviculiformis* (Auersw.) Krammer (=*Cymbella naviculiformis* Auersw.), *C. reinhardtii* (Grun.) Krammer (=*Cymbella reinhardtii* Grun.), *C. subcuspidata* (Krammer) Krammer (=*Cymbella heteropleura* var. *minor* Cl.), *Encyonema neogracile* Krammer (=*Cymbella gracilis* (Rabh.) Cl.), *E. vulgare* Krammer (=*Cymbella turgida* (Greg.) Cl.) (Зауер, 1950; Горшкова, 1971; Левадная, Сафонова, 1972; Штина и др., 1981; Анисимова и др., 2005).

В целом флора диатомовых сфагновых болот России мало изучена и в основном с применением световой микроскопии. Данные, полученные с использованием методов электронной микроскопии, отсутствуют. Использование современных методов исследования необходимо для точной оценки разнообразия диатомовых водорослей сфагновых болот, уточнения их распространения и морфологии. Это относится и к представителям сем. *Cymbellaceae*, особенно в связи с коренной ревизией *Cymbella* s. l., в ходе которой было описано около 9 новых родов и многие новые виды и внутривидовые таксоны (Kociolek, Stoermer, 1987; Sala, Guerrero, 1993; Krammer, 1997a, b, 2002, 2003).

Цель настоящей работы — электронно-микроскопическое изучение состава и морфологии видов *Cymbellaceae* в некоторых сфагновых болотах Русской равнины.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили пробы, отобранные в 2002—2005 гг. из 10 сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская обл.): Безымянном (Бессоновский р-н), Наскафтымском (Шемышейский р-н), Иванырском (Лунинский р-н), трех Верхозимских, Чибирлейском (Кузнецкий р-н), Пестровском, Ильминском (Никольский р-н), Качимском (Сосновоборский р-н) и Полистово-Ловатском сфагновом массиве на территории Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская обл.). Характеристика исследованных сфагновых болот приводилась ранее (Куликовский, 2007а, б).

Пробы изучены с применением трансмиссионной (H-300) и сканирующей (JSM-25S) электронной микроскопии. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

При определении видов использованы как основные систематические монографии (Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Krammer, 1997a, b, 2002, 2003), так и сведения, опубликованные в периодической печати (Krammer, 1980; Lee, Round, 1989; Carter, Round, 1993).

Результаты и обсуждение

В изученных сфагновых болотах выявлено 30 таксонов видового и внутривидового ранга (см. таблицу). Краткие описания, комментарии, оригинальные микрофотографии створок приводятся ниже.

Amphora libyca Ehr. (табл. I, *1—3*). — *Amphora affinis* Kütz., *A. ovalis* var. *affinis* (Kütz.) V. H., *A. ovalis* var. *libyca* (Ehr.) Cl., *A. ovalis* var. *pediculus* (Kütz.) Cl. Створки 21.4—60 мкм дл., 6.7—14.4 мкм шир., 12—16 штрихов в 10 мкм. Космополит, пресноводный вид, олигогалоб.

A. montana Krasske (табл. I, *4*, *5*). — *Amphora submontana* Krasske. Створки 15—17.7 мкм дл., 3.6—4.1 мкм шир., 27—34 штрихов в 10 мкм. Космополит, аэрофил.

A. pediculus (Kütz.) Grun. (табл. I, *6*). — *Amphora pediculus* var. *exilis* Grun., *A. ovalis* var. *pediculus* (Kütz.) V. H. Створки 9.8—11.6 мкм дл., 2.7—3 мкм шир., 18 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, пресноводный, олигогалоб.

A. veneta Kütz. (табл. I, *7*). Створка 22.9 мкм дл., 5.7 мкм шир., 22 штриха в 10 мкм. Космополит, в водоемах с высоким содержанием электролитов.

Amphora sp. 1 (табл. I, *8*). Створка 75.6 мкм дл., 17.8 мкм шир., 8 штрихов в 10 мкм.

Amphora sp. 2 (табл. I, *9*). Створка 30 мкм дл., 7.8 мкм шир., 15 штрихов в 10 мкм.

Cymbella neocistula Krammer (табл. I, *10*). Створка 97.8 мкм дл., 22.2 мкм шир., 9 штрихов в 10 мкм, точек 18 в 10 мкм штриха. Широко распространенный вид в нейтральных и слабо щелочных, мезотрофных водоемах. Эпифит и эпилит.

C. peraspera Krammer (табл. I, *11*). Створка 191 мкм дл., 38 мкм шир., 9 штрихов в 10 мкм, точек 10 в 10 мкм штриха. Распространен в Европе и США. Предпочитает олиготрофные воды, особенно реки и побережья озер.

Распространение видов *Cymbellaceae* в изученных сфагновых болотах

Названия таксонов	Сфагновые болота								
	Иванырское	Верхозимское 1	Верхозимское 2	Верхозимское 3	Пестровское	Чибирлейское	Качимское	Безымянное	Рдейское
Amphora libyca			+	+			+	+	+
A. montana								+	
A. pediculus				+			+		
A. veneta						+			
Amphora sp. 1								+	
Amphora sp. 2							+		
Cymbella neocistula								+	
C. peraspera									+
C. pervarians									+
Cymbella sp. 1					+				
Cymbella sp. 2								+	
Cymbopleura anglica									+
Cymbopleura cf. *lata* var. *truncata*									+
C. naviculiformis									+
C. perprocera									+
Cymbopleura sp.									+
Encyonema hebridicum									+
E. lunatum	+	+	+	+			+	+	
E. minutum								+	
E. perelginense									+
E. perpusillum									+
E. prostratum									+
E. silesiacum		+							+
E. ventricosum	+								
Encyonema sp. 1	+								
Encyonema sp. 2								+	
Encyonema sp. 3									+
Encyonema sp. 4									+
Encyonopsis subminuta							+		
Encyonopsis sp.								+	

C. pervarians Krammer (табл. I, *12*, *13*). Створки 31.4—42 мкм дл., 8.6—10 мкм шир., 8—9 штрихов в 10 мкм, точек 22—24 в 10 мкм штриха. Широко распространен в умеренной и субарктической зоне, предпочитает дистрофные болотные воды с низким содержанием электролитов.

Cymbella sp. 1 (табл. I, *14*—*16*). Створка 94 мкм дл., 17 мкм шир., 7 штрихов в 10 мкм.

Cymbella sp. 2 (табл. I, *17*, *18*). Створки 27.8 мкм дл., 8 мкм шир., 17 штрихов в 10 мкм.

Cymbopleura anglica (Lagerst.) Krammer (табл. I, *19*). — *Cymbella anglica* Lagerst., *C. cuspidata* var. *anglica* A. Cl. Створка 54.3 мкм дл., 17.1 мкм шир., 13 штрихов в 10 мкм, точек 22 в 10 мкм штриха. Распространен в северо-альпийских и субарктических водоемах и в субальпийских озерах, обычен в хорошо аэрируемых местообитаниях. Предпочитает олиготрофные с низким содержанием электролитов экосистемы.

Cymbopleura cf. *lata* var. *truncata* Krammer (табл. I, *20*). Створки 95.6 мкм дл., 22 мкм шир., 8 штрихов в 10 мкм. В реках Европы и Северной Америки.

C. naviculiformis (Auersw.) Krammer (табл. I, *21*, *22*). — *Cymbella naviculiformis* Auersw., *Cymbella cuspidata* var. *naviculiformis* Auersw. Створки 36.4—44.4 мкм дл., 8.6—11 мкм шир., 12—14 штрихов в 10 мкм, точек 27—32 в 10 мкм штриха. Вероятно, широко распространенный вид в умеренной и субарктической зонах северного и южного полушарий и в высокогорьях тропиков. Предпочитает олиго- и мезотрофные водоемы с низким и умеренным содержанием электролитов.

C. perprocera Krammer (табл. II, *1*). Створки 98—105.7 мкм дл., 24—25.7 мкм шир., 9 штрихов в 10 мкм, точек 19 в 10 мкм штриха. Спорадически встречается в Финской Лапландии, обычен в олиготрофных, с низким содержанием электролитов водоемах. Новый для флоры России вид.

Cymbopleura sp. (табл. II, *2*). Створка 25 мкм дл., 10 мкм шир., 17 штрихов в 10 мкм.

Encyonema hebridicum Grun. (табл. II, *3*—*5*). — *Cymbella hebridica* (Grun.) Cl. Створки 30.7—53 мкм дл., 7.1—12.2 мкм шир., 8—11 штрихов в 10 мкм, точек 19 в 10 мкм штриха. Распространен в северо-альпийском регионе, Альпах, Северной Европе, в олиготрофных водоемах.

E. lunatum (W. Sm.) V. H. (табл. II, *6*, *7*). — *Cymbella lunata* W. Sm., *Cymbella gracilis* sensu Krammer et Lange-Bert. Створки 28—64.4 мкм дл., 6—9 мкм шир., 11—17 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, в олиготрофных водоемах.

E. minutum (Hilse) Mann (табл. II, *8*). — *Cymbella minuta* Hilse, *Cymbella chandolensis* Gandhi. Створки 30.7—53 мкм дл., 7.1—12.2 мкм шир., 8—11 штрихов в 10 мкм, точек 19 в 10 мкм штриха. Голарктический вид, в олиготрофных местообитаниях.

E. perelginense Krammer (табл. II, *9*, *10*). Створки 43.3—53 мкм дл., 13—17 мкм шир., 7—8 штрихов в 10 мкм, точек 14—20 в 10 мкм штриха. Вид известен из типового местонахождения в провинции Rudträsk около Стокгольма. Новый для флоры России вид. Вид сходен с *Encyonema elginense* (Krammer) Mann, от которого отличается большими длиной и шириной и меньшим количеством штрихов, а также меньшим количеством точек в 10 мкм штриха. За исключением последнего признака, «наши» створки полностью соответствуют диагнозу, лимиты количества штрихов у нашей формы несколько больше (14—20, а не 16—18), у *E. elginense* их количество больше (20—24) (Krammer, 1997a).

E. perpusillum (Cl.) Mann (табл. II, *11*, *12*). — *Cymbella perpusilla* Cl. Створки 19.1—31.4 мкм дл., 3.6—5.7 мкм шир., 11—14 штрихов в 10 мкм. Встречается в умеренной и бореальной зоне, в олиготрофных местообитаниях.

E. prostratum (Berkeley) Kütz. (табл. II, *13*). — *Monema prostatum* Berkeley, *Encyonema paradoxum* Kütz., *E. maximum* Wartmann, *Cymbella encyonema* Heiberg, *C. prostrata* (Berkeley) Cl. Створка 45.6 мкм дл., 21 мкм шир., 8 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный таксон, в мезотрофных и эвтрофных водоемах.

E. silesiacum (Bleish) Mann (табл. II, *14*). — *Cymbella ventricosa* Ag., *Cymbella silesiaca* Bleisch, *Cymbella minuta* var. *silesiaca* (Bleisch) Reimer. Створки 17.7—28.6 мкм дл., 5—8.6 мкм шир., 10—17 штрихов в 10 мкм, точек 28—32 в 10 мкм штриха. В бореальной и альпийской областях, часто.

E. ventricosum (Ag.) Grun. (табл. II, *15*). — *Cymbella ventricosa* (Ag.) Ag. Створка 19.1 мкм дл., 6.4 мкм шир., 13 штрихов в 10 мкм. В бореальной и умеренной зоне, пресноводный, олигогалоб.

Encyonema sp. 1 (табл. II, *16*). Створка 27.1 мкм дл., 6.4 мкм шир., 16 штрихов в 10 мкм.

Encyonema sp. 2 (табл. II, *17*). Створка 20 мкм дл., 6.4 мкм шир., 11 штрихов в 10 мкм.

Encyonema sp. 3 (табл. II, *18*). Створка 20 мкм дл., 5.3 мкм шир., 15 штрихов в 10 мкм, точек 36 в 10 мкм штриха.

Encyonema sp. 4 (табл. II, *19*). Створка 20 мкм дл., 5.3 мкм шир., 15 штрихов в 10 мкм, точек 36 в 10 мкм штриха.

Encyonopsis subminuta Krammer et Reichardt (табл. II, *20*). Створка 24.3 мкм дл., 4.3 мкм шир., 22 штрихов в 10 мкм. В умеренной и бореальной зонах. В Европе в альпийских местообитаниях.

Encyonopsis sp. (табл. II, *21*). Створка 25.7 мкм дл., 5.7 мкм шир., 14 штрихов в 10 мкм.

Заключение

В изученных болотах выявлено 30 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих 5 родам. Десять таксонов определены только до рода. По количеству видов доминирует род *Encyonema* с 12 видами, в два раза меньше представителей в родах *Amphora* (6 видов), *Cymbella* и *Cymbopleura* (по 5 видов). В составе рода *Encyonopsis* отмечено всего 2 вида. Для флоры России впервые приводятся 2 вида — *Cymbella perprocera* и *Encyonema perelginense*.

За исключением *Cymbopleura naviculiformis*, все указанные таксоны, а также род *Encyonopsis* Krammer впервые приводятся для болотных экосистем.

Представители *Cymbellaceae* зафиксированы в 9 из 11 обследованных экосистем (см. таблицу). В Рдейском болоте выявлено наибольшее количество видов (15). В болотах Приволжской возвышенности высокое богатство видов отмечено в болотах Безымянное (9) и Качимское (5), в остальных водоемах их разнообразие значительно ниже: в Иванырском и Верхозимском 3 — по 3 вида, в Верхозимском 1 и 2 — по 2 вида, Пестровском и Чибирлейском — по 1 виду.

Наиболее широко распространены в сфагновых болотах *Encyonema lunatum* и *Amphora libyca* — в шести и пяти болотных экосистемах соответственно. *Amphora pediculus* и *Encyonema silesiacum* встречены всего в двух болотах, тогда как основное количество видов (87 %) обнаружены только в одном болоте.

Таким образом, полученные данные значительно расширяют сведения о встречаемости цимбеллоидных диатомовых в сфагновых болотах России.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., Танченко Е. М., Романова О. Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) — Тр. Звенигородской биологической станции. 2005. Т. 4. С. 142—153.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—90.

Горшкова С. С. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области // Вестн. ЛГУ. 1971. № 21. Вып. 4. С. 48—56.

Забелина М. М., Киселева И. И., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М., 1951. 618 с.

Зауэр Л. М. Некоторые данные о водорослях верховых болот // Бот. журн. 1950. Т. 36. № 6. С. 612—629.

Куликовский М. С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007а. 24 с.

Куликовский М. С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России. Дис. на соиск. уч. степени к. б. н. СПб., 2007б. 301 с.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 1. Род *Eunotia* Ehr. // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1809—1817.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых водорослей сфагновых болот Русской равнины. 2. *Fragilariaceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 245—254.

Левадная Г. Д., Сафонова Т. А. Диатомовые водоросли водоемов поймы нижнего течения Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 2 (4). Новосибирск. 1972. С. 71—77.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.

Carter J. R., Round F. E. Studies on freshwater *Amphora* species. V. *Amphora montana* and some rather similar forms // Diatom Research. 1993. Vol. 8. N 1. P. 1—11.

Kociolek J. P., Stoermer E. F. Ultrastructure of *Cymbella sinuata* and its allies (*Bacyllariophyceae*), and their transfer to *Reimeria*, gen. nov. // Syst. Bot. Vol. 12. N 4. P. 451—459.

Krammer K. Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom genus *Amphora* Ehr. // Bacillaria. 1980. Vol. 3. P. 197—225.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil. 1. Allgeneines und *Encyonema* part. Bibl. Diatomologica 36. 1997a. 382 S.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis*. Bibl. Diatomologica. 37. 1997b. 469 S.

Krammer K. Cymbella. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. 2002. 584 p.

Krammer K. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 4. 2003. 530 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: *Naviculaceae*. Süswasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart; New York, 1986. 876 S.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of oligotrophy. Iconographia Diatomologica. Vol. 2. 1996. Königstein. 390 p.

Lee K., Round F. E. Studies on freshwater *Amphora* species. III. *Amphora pediculus* (Kütz.) Grun. and some possibly related forms // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 1. P. 79—87.

Sala S. E., Guerrero J. M., Ferrario M. E. Redefinition of *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek & Stoermer and recognition of *Reimeria uniseriata* nov. spec. // Diatom. Research. 1993. Vol. 8. N 2. P. 439—446.

SUMMARY

The study of samples from bogs (Privolzhskaya Hills, Penza Region) and Polustovo-Lovatsky sphagnous tract within Rdeisk State Nature Reserve has revealed 30 species, *Cymbella perprocera* and *Encyonema perelginense* being new to the diatom flora of Russia. All the studied species are illustrated in the paper by original microphotographs.

УДК 631.466.3 : 631.453

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© Л. В. Кондакова, С. Ю. Огородникова,
Т. Я. Ашихмина, Л. И. Домрачева

ВЛИЯНИЕ МЕТИЛФОСФОНОВОЙ КИСЛОТЫ НА РАЗВИТИЕ ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЧВЕ

L. V. KONDAKOVA, S. Yu. OGORODNIKOVA, T. Ya. ASHICHMINA,
L. I. DOMRACHEVA. INFLUENCE OF METHYLPHOSPHONIC ACID ON DEVELOPMENT
OF ALGAE IN SOIL

Лаборатория биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН
и Вятского государственного гуманитарного университета
610002 Киров, ул. Красноармейская, 26
Тел./Факс (8332)37-02-77
E-mail: ecolab@vshu.kirov.ru

Поступила 21.06.2006
Окончательный вариант получен 27.05.2008

Изучено влияние разных концентраций метилфосфоновой кислоты — конечного продукта гидролиза фосфорорганических отравляющих веществ — и продолжительности ее воздействия на численность и видовой состав почвенных водорослей. Показано, что кислота оказывает влияние на структуру альгоценозов и стимулирует размножение синезеленых водорослей на поздних этапах эксперимента.

Ключевые слова: почвенные водоросли, численность, состав, влияние метилфосфоновой кислоты.

В соответствии с принятой в Париже в 1993 г. и ратифицированной Россией в ноябре 1997 г. конвенцией о запрещении разработки, производства, накопления и применения химического оружия и его уничтожении (Конвенция.., 1993) в ряде регионов России запланировано строительство объектов по уничтожению химического оружия. Одним из таких регионов является Кировская обл., где сосредоточено 17.4 % от общего запаса химического оружия России (Ашихмина, 2002). В Марадыковском арсенале химического оружия Кировской обл. хранятся в основном фосфорорганические отравляющие вещества (ОВ): зарин, зоман, Vx. Они оказывают нервно-паралитическое действие на млекопитающих вследствие ингибирования фермента холинэстеразы (Александров, Емельянов, 1990). Поведение в почвах фосфорорганических веществ определяется процессами испарения, сорбции, гидролиза, биотрансформации, окислительно-восстановительными реакциями. Наличие углерод-фосфорной связи способствует высокой устойчивости данных соединений к окислению и гидролизу (Корбридж, 1982). Конечным продуктом гидролиза и универсальным маркером фосфорорганических ОВ является метилфосфоновая кислота (МФК). По химическим свойствам эта кислота средней силы, хорошо растворима в воде (Кирби, Уоррен, 1971), устойчива в природных условиях и сохраняется в почве десятилетиями (Савельева и др., 2002). При попадании в окружающую среду уже в низких концентрациях она вызывает нарушение жизнедеятельности высших растений (Огородникова и др., 2004; Огородникова, Головко, 2005). Имеются сведения о воздействии МФК на почвенные микроорганизмы. Показано, что она оказывает влияние на динамику численности микроорганизмов в южных черноземах. Бактерии и актиномицеты сначала резко подавляются МФК (на 60—70 %), но к 30-му дню наблюдения увеличивают свою численность примерно в 1.5 раза (Чикарев и др., 2000). Такое несколько парадоксальное действие МФК авторы объясняют тем, что при взаимодействии микроорганизмов с МФК в почве, возможно, происходят биотрансформация и биодеградация этого соединения. Действительно, выявлен ряд микроорганизмов, которые гидролизуют связь C-P (Петров и др., 1995; Харечко и др., 1995). Другие микроорганизмы используют метилфосфонаты в качестве единственного источника фосфора (Кононова, Несмеянова, 2002). В лабораторных опытах установлено, что бактерии Bacillus sp. и Pseudomonas sp. вызывают биодеградацию фосфорорганических загрязняющих веществ. Это свойство микроорганизмов лежит в основе биотехнологического подхода в утилизации токсичных соединений. Для разработки методов биоремедиации почв, загрязненных продуктами детоксикации ОВ, в частности МФК, были выделены штаммы микроорганизмов, адаптированные к этому токсиканту. Уровень деструкции ОВ повышается при совместном действии высших растений (сорго, овес и подсолнечник) и интродуцированных штаммов бактерий (Ермакова и др., 2004). Однако кроме сапротрофов почва обильно заселена фототрофными микроорганизмами — представителями различных отделов водорослей. Являясь первичными продуцентами, они играют значительную роль в протекании всех микробиологических процессов в почве. Многократно обсуждалась роль почвенных водорослей как одних из наиболее экспрессных и чувствительных индикаторов химического загрязнения (Штина и др., 1998; Домрачева, 2005; Кондакова и др., 2005). Вместе с тем практически отсутствуют сведения о реакции водорослей на МФК, попадание которой в почву возможно в процессе уничтожения химического оружия и/или при аварийных ситуациях.

Целью настоящей работы является изучение воздействия различных концентраций метилфосфоновой кислоты на численность и видовой состав водорослей дерново-подзолистой почвы.

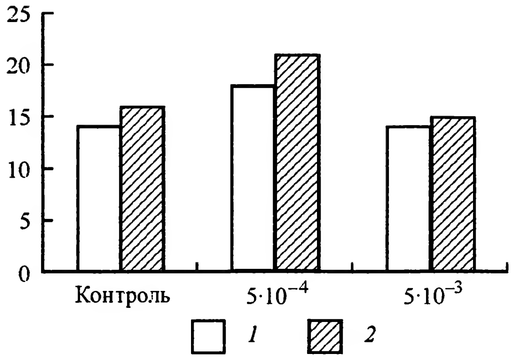
Материал и методика

В опытах использовали пахотную дерново-подзолистую среднесуглинистую почву, наиболее распространенную в Кировской обл. и на территории объекта по уничтожению фосфорорганических отравляющих веществ. Почву отбирали с глубины 0—10 см. Содержание органического углерода в ней составляло 3.46 %, pH водной вытяжки — 5.04. Почву в первой серии опытов инкубировали с МФК 5 сут, во второй серии — 20 сут. В контрольном варианте в почву вносили дистиллированную воду, в опытных вариантах — МФК в концентрациях $5 \cdot 10^{-3}$ и $5 \cdot 10^{-4}$ моль/л. После инкубации почвенные образцы помещали в чашки Петри, увлажняя до 70 % от полной влагоемкости. На гладкую поверхность почвы раскладывали покровные стекла, на которых в течение 3 мес определяли видовой состав и обилие водорослей. Количественный учет проводили прямым микроскопическим методом на 6, 12, 20 и 41-е сутки эксперимента, просматривая 600 полей зрения на 4 покровных стеклах.

Результаты и обсуждение

Наибольшее количество видов водорослей установлено при предварительных длительных сроках инкубации почвы с МФК. На рисунке представлено количество видов, выявленных к концу 2-го месяца эксперимента. При этом МФК в малых дозах стимулировала развитие водорослей при любых сроках инкубации. По видовому составу в исследованной почве преобладали *Cyanophyta* (табл. 1).

Наиболее богатое видовое разнообразие *Cyanophyta* отмечено для варианта МФК $5 \cdot 10^{-4}$ моль/л (инкубация 20 дней). Из *Bacillariophyta* встречались обычные



Влияние метилфосфоновой кислоты на количество видов в альгогруппировках.

По оси ординат — количество видов; по оси абсцисс — варианты опыта: контроль без МФК, разные концентрации МФК моль/л. Время инкубации, сут: *1* — 5, *2* — 20.

для региона представители родов *Navicula*, *Hantzschia*, *Pinnularia*. Среди *Chlorophyta* преобладали виды родов *Chlamydomonas* и *Coccomyxa*.

При прямом микроскопическом учете развитие водорослей на поверхности почвы впервые удалось зафиксировать на 6-е сутки. Они были представлены только одноклеточными *Chlorophyta*, численность которых была невелика и колебалась от 6 до 87 кл./см^2. На 12-е сутки их численность возросла до 40—94 кл./см^2, в контрольном варианте появились единичные клетки диатомовых. Инкубирование почвы с МФК стимулировало размножение безгетероцистных *Cyanophyta*, а длительное предварительное инкубирование ее с МФК в обеих концентрациях — размножение гетероцистных форм (125 кл./см^2 при концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ и 1294 кл./см^2 при $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л МФК).

ТАБЛИЦА 1

Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л) на видовой состав водорослей дерново-подзолистой почвы на 41-е сутки эксперимента

Вид	Варианты опыта					
	5 дней предварительной инкубации			20 дней предварительной инкубации		
	контроль	МФК $5 \cdot 10^{-4}$	МФК $5 \cdot 10^{-3}$	контроль	МФК $5 \cdot 10^{-4}$	МФК $5 \cdot 10^{-3}$
Cyanophyta						
Anabaena cylindrica Lemm.					+	
A. sphaerica Born. et Flah. f. *conoidea* Elenk.					+	+
Calothrix brevissima G. S. West	+	+	+			
C. elenkinii Kossinsk.	+	+	+	+	+	+
Cylindrospermum muscicola Kütz.	+			+		
Leptolyngbya foveolarum (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	+	+	+	+
L. fragilis (Gom.) Anagn. et Kom.					+	+
Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah. f. *linckia*		+	+		+	+
N. linckia f. *muscorum* (Ag.) Elenk.	+	+	+	+	+	+
N. paludosum Kütz.	+	+	+	+	+	+
N. punctiforme (Kütz.) Hariot	+	+	+	+	+	+
Phormidium autumnale [Ag.] Trevisan ex Gom.		+				

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Варианты опыта					
	5 дней предварительной инкубации			20 дней предварительной инкубации		
	контроль	МФК $5\cdot10^{-4}$	МФК $5\cdot10^{-3}$	контроль	МФК $5\cdot10^{-4}$	МФК $5\cdot10^{-3}$
Phormidium henningsii Lemm.	+	+	+	+	+	+
Pseudanabaena papillaterminata (Kissel.) Kukk						+
P. catenata Laut.		+	+		+	
Trichromus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn.	+	+		+		
Bacillariophyta						
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+	+
Luticola mutica (Kütz.) Mann	+		+	+	+	
Navicula mutica Kütz. var. *binodis* Hust.					+	
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	+	+	+	+	+	+
Pinnularia borealis Ehr.				+	+	
Stauroneis anceps Ehr.					+	
Chlorophyta						
Chlamydomonas atactogama Korsch.		+				
C. gloeogama Korsch.	+	+	+	+	+	+
C. oblongella Lund		+				
Coccomyxa confluens (Kütz.) Fott	+	+	+	+	+	+
Chlorococcum sp.		+		+	+	+
Scotiellopsis oocystiformis (Lund) Punc. et Kalina				+	+	
Итого	14	18	14	16	21	15

На 20-е сутки развивались представители *Chlorophyta*, *Bacillariophyta*, безгетероцистные и гетероцистные (азотфиксирующие) *Cyanophyta*. При этом из первоначального одинакового фонда клеток сформировались группировки, различающиеся по численности водорослей и структуре доминантов (табл. 2).

Как видно из данных табл. 2, высокие концентрации МФК при любом сроке предварительной инкубации почвы с данным соединением вызывали увеличение

ТАБЛИЦА 2

Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л) на численность водорослей дерново-подзолистой почвы (модельный опыт, 20-е сутки эксперимента)

Вариант	Численность, кл./см^2	*Chlorophyta*, %	*Bacillaryophyta*, %	*Cyanophyta*	
				безгетероцистные, %	гетероцистные, %
5 дней предварительной инкубации почвы					
Контроль	381	94.75	5.25	0	0
$5\cdot10^{-4}$	350	94.77	5.43	0	0
$5\cdot10^{-3}$	1800	9.72	2.44	61.11	26.72
20 дней предварительной инкубации почвы					
Контроль	275	93.09	6.91	0	0
$5\cdot10^{-4}$	975	33.33	1.95	55.08	9.64
$5\cdot10^{-3}$	2843	18.25	1.55	4.57	75.62

ТАБЛИЦА 3

Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л) на численность водорослей дерново-подзолистой почвы (модельный опыт, 41-е сутки эксперимента)

Вариант	Численность водорослей, кл./см^2			
	Chlorohyta + *Bacillariophyta*	*Cyanophyta*		общая численность
		безгетероцистные	гетероцистные	
5 дней предварительной инкубации почвы				
Контроль	4863	0	150	5013
$5 \cdot 10^{-4}$	3081	1981	356	5418
$5 \cdot 10^{-3}$	6569	2094	200	8863
20 дней предварительной инкубации почвы				
Контроль	2837	16400	7787	27024
$5 \cdot 10^{-4}$	20820	30600	6490	57910
$5 \cdot 10^{-3}$	18387	9125	45750	73262

плотности водорослей, которое происходило за счет синезеленых водорослей, составляющих свыше 80 % от общей численности фототрофов, тогда как в контрольных вариантах (без внесения МФК) при незначительной плотности абсолютно доминировали одноклеточные зеленые водоросли. С увеличением срока экспозиции тенденция стимулирующего эффекта МФК на развитие *Cyanophyta* усиливалась и на 41-е сутки развитие водорослей на поверхности почвы достигало уровня «цветения». Максимальные показатели численности по-прежнему отмечались в варианте с МФК $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л (табл. 3).

Анализируя результаты, представленные в табл. 2 и 3, можно сделать вывод о том, что повышенные концентрации МФК и удлиненные сроки ее инкубации в почве стимулируют размножение водорослей, в первую очередь *Cyanophyta*. Являясь древнейшими обитателями планеты, они способны выживать в самых экстремальных условиях среды. Высочайший уровень адаптации этих организмов к прессингу факторов, угнетающих другие группы водорослей, обусловлен пластичностью и многообразием путей их метаболизма. Способность к оксигенному фотосинтезу, азотфиксации, синтез широкого круга физиологически активных веществ, наличие слизистых чехлов, мутуалистическое сожительство с разнообразными споровыми и неспоровыми грамположительными и грамотрицательными бактериями обеспечивают им доминирование в экологических нишах, непригодных для других водорослей. При этом высокая степень адаптации к ксенобиотикам определяется не только за счет собственного метаболизма, но и благодаря деятельности бактерий-спутников, среди которых отмечены целлюлозоразрушающие, метаногенные, аммонификаторы, деструкторы нефти и другие. В зависимости от характера субстрата, на котором развиваются *Cyanophyta*, меняются доминирующие группы бактерий-спутников (Гапочка, 1999; Панкратова, 2001; Заварзин, 2003, и др.). Видимо, и в данном опыте интенсивное размножение синезеленых при повышенных концентрациях МФК связано с деятельностью почвенных бактерий, производящих гидролиз МФК с выделением неорганического фосфора. Синезеленые водоросли, особенно их азотфиксирующие формы, являясь независимыми в своем развитии от наличия минерального азота, требовательны к обеспечению фосфором. Поэтому велика вероятность того, что возрастание их численности в варианте с МФК $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л связано с повышением содержания доступного неорганического фосфора.

Массовое развитие *Cyanophyta* при попадании в почву МФК дает основание для разработки методов ремедиации химически загрязненной почвы с использованием данной группы микроорганизмов. Эта идея является тем более привлекательной, что в наших предыдущих исследованиях была доказана биореставрационная роль синезеленых водорослей в почвах с повышенным содержанием таких поллютантов, как мышьяк и свинец (Домрачева и др., 2006).

Таким образом, МФК как продукт деградации фосфорорганических отравляющих веществ является одним из факторов, контролирующих развитие в почве различных групп водорослей. Повышенные концентрации МФК инициировали развитие водорослей, особенно при предварительном длительном сроке инкубации почвы с МФК. Наибольший стимулирующий эффект МФК оказывала на *Cyanophyta*, что дает основание рассматривать их в качестве возможных биоагентов в ремедиации химически загрязненных почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Н., Емельянов В. И. Отравляющие вещества. М., 1990. 320 с.

Ашихмина Т. Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров, 2002. 544 с.

Гапочка Л. Д. Популяционные аспекты устойчивости цианобактерий и микроводорослей к токсическому фактору: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М., 1999. 64 с.

Домрачева Л. И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.

Домрачева Л. И., Дабах Е. В., Кондакова Л. В., Вараксина А. И. Альго-микологические и фитотоксические комплексы при химическом загрязнении почвы // Экология и почвы: Лекции и доклады 13-й Всерос. школы. Т. 5. Пущино, 2006. С. 88—99.

Ермакова И. Т., Шушкова Т. В., Старовойтов И. И. и др. Разработка методов фитобиоремедиации почв, загрязненных продуктами детоксикации отравляющих веществ // Наука и бизнес: Поиск и использование новых биомолекул, биоразнообразие, окружающая среда, биомедицина: Тез. докл. Пущино, 2004. С. 55—56.

Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. М., 2003. 348 с.

Кирби А., Уоррен С. Органическая химия фосфора. М., 1971. 403 с.

Конвенция о запрещении разработки, производства, накопления и применения химического оружия и о его уничтожении. GE. 92-619266. Париж, 1993.

Кондакова Л. В., Домрачева Л. И., Огородникова С. Ю., Вараксина А. И. Цианобактерии как показатели состояния почвы при антропогенных воздействиях // Автотрофные организмы: Всерос. симпоз. с междунар. участием. М., 2005. С. 46.

Кононова С. В., Несмеянова М. А. Фосфонаты и их деградация микроорганизмами // Биохимия. 2002. Т. 67, № 2. С. 220—233.

Корбридж Д. Фосфор: Основы химии, биохимии, технологии. М., 1982. 680 с.

Огородникова С. Ю., Головко Т. К., Ашихмина Т. Я. Реакции растений на фосфорорганический ксенобиотик — метилфосфоновую кислоту // Научн. докл. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 464. Сыктывкар, 2004. 24 с.

Огородникова С. Ю., Головко Т. К. Влияние метилфосфоновой кислоты на растения пелюшки // Агрохимия. 2005. № 4. С. 37—41.

Панкратова Е. М. Почвенные цианобактерии в прошлом Земли, их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы. Пущино, 2001. С. 39—48.

Петров С. С., Корякин Ю. Н., Холстов В. И., Завьялова Н. В. Биотехнология в решении проблемы уничтожения химического оружия // Рос. хим. журн. 1995. Т. 39. № 4. С. 18—20.

Савельева Е. И., Зенкевич И. Г., Кузнецова Т. А. и др. Исследование продуктов превращений фосфорорганических отравляющих веществ методом газовой хроматографии — масс-спектрометрии // Рос. хим. журн.. 2002. Т. 46. № 6. С. 82—91.

Харечко А. Т., Мягких В. И., Корякин Ю. Н. Оценка влияния микроорганизмов на динамику разложения зомана в почве // Рос. хим. журн. 1995. Т. 39. № 4. С. 104—107.

Чикарев В. Н., Елисеев Ю. Ю., Тихомирова Е. И. Влияние продуктов дегазации химического оружия на рост и развитие почвенных микроорганизмов // Экономика природопользования и природоохраны-2000: 3-я Междунар. научн.-практич. конф. Пенза, 2000. С. 129—131.

Штина Э. А., Зенова Г. М., Манучарова Н. А. Альгологический мониторинг почв // Почвоведение. 1998. № 12. С. 1449—1461.

SUMMARY

The influence of metylphosphonic acid, the end product of hydrolysis of such toxic agents as sarin, soman, Vx, on algae development in sod-podzol soil has been investigated. It is shown that $5 \cdot 10^{-4}$ and $5 \cdot 10^{-3}$ mole/litre metylphosphonic acid concentration, with preliminary incubation periods of 5 days and 20 days, stimulates blue-green algae propagation. As for special diversity, the representative of *Cyanophyta* prevailed among algae groups. Increased concentrations initiated algae propagation, especially provided with a long preliminary metylphosphonic acid soil incubation period. At the late stages of the experiment, *Cyanophyta* dominated in the both variants with metylphosphonic acid, and their amount was much larger as compared with control variants. Mass *Cyanophyta* reproduction under the influence of metylphosphonic acid, as well as their high species diversity, suggests that this group of organisms may deverve attention as possible bio-agents in chemically polluted soils remediation.

УДК 582.29—15 (470.13) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© Т. Н. Пыстина, Н. А. Семенова

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* (*LOBARIACEAE*) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

T. N. PYSTINA, N. A. SEMENOVA. ECOLOGICAL FEATURES OF *LOBARIA PULMONARIA* (*LOBARIACEAE*) IN THE KOMI REPUBLIC

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167000 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 240163
E-mail: pystina@ib.komisc.ru
Поступила 05.09.2006

Приведены результаты изучения распространения и экологии охраняемого эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* в Республике Коми. Выявлены ценотическая и субстратная приуроченность лишайника, изучены встречаемость и обилие вида в зависимости от условий местообитания.

Ключевые слова: *Lobaria pulmonaria*, популяция, распространение, экологические условия.

Цель работы — выявление приуроченности охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. к лесным формациям и разным видам деревьев в Республике Коми.

Материал и методика

Сбор материала проводился в летний период 2001—2002 гг. на территории Республики Коми в разных подзонах тайги: южная тайга (Прилузский р-н), средняя тайга (Сыктывкарский и Корткеросский районы), северная тайга (Ижемский и Удорский районы).

В лесах различного возраста, происхождения и состава, а также на вырубках было заложено 62 пробные площади размером 20 × 20 м, из них 29 — в еловых лесах, 24 — в осинниках, 5 — в ивняках, 4 — на вырубках. Среди лесных формаций предпочтение отдавали древостоям с высоким обилием *L. pulmonaria*. На каждом участке проводили подсчет всех деревьев с лобарией, отмечали вид дерева, его статус в древостое (доминант, субдоминант, сухостой, подлесок, подрост, валежник, бурелом, пень), измеряли диаметр на высоте груди, примерный возраст (использовали данные лесной таксации), угол наклона ствола, освещение. Для характеристики уровня освещения стороны ствола, где произрастал лишайник, была использована 4-балльная шкала: темный участок, хорошо освещенный участок в темном лесу, затененный участок в открытом лесу, хорошо освещенное изолированное дерево (Scheidegger, личное сообщение). На каждом стволе определяли максимальную высоту поднятия *L. pulmonaria* по стволу и обилие по 7-балльной шкале: 1 — единичные экземпляры, 1—2 на стволе; 2 — несколько экземпляров, не образующих сплошного покрытия; 3 — меньше 3 % покрытия ствола; 4 — 3—10; 5 — 11—25, 6 — 26—50, 7 — больше 50 % (Kaupii, Halonen, 1992). На каждом стволе отбирали пробы коры для определения pH. Кислотность коры определялась согласно общепринятой методике (Орлов 1975).

Методом корреляционного анализа устанавливалась зависимость обилия лишайника от показателей, характеризующих экологические условия обитания вида.

Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Обсуждение результатов

Состояние популяции *Lobaria pulmonaria* в России

Для составления целостного представления о прошлом и современном распространении лобарии легочной в пределах бывшего Советского Союза, ее экотопической приуроченности и выявления реальных и потенциальных угроз вид были собраны все доступные литературные источники, просмотрен гербарий лишайников Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), проведен опрос лихенологов. К сожалению, значительная часть опубликованных работ относится к началу—середине прошлого века, подавляющее большинство гербарных образцов, хранящихся в БИН, было также собрано в первой половине XX в. На анкету откликнулись 16 специалистов, работающих в различных регионах России от Калининграда до Владивостока. Один ответ пришел из Белоруссии.

В результате проделанной работы была собрана обширная информация и составлена база данных, включающая сведения о распространении лишайника, основных экотопах и субстратах, ключевых местообитаниях, угрожающих факторах по регионам России. Полученные сведения, несомненно, требуют детальнейшей проработки и заслуживают отдельной публикации. В данной статье остановимся лишь на общих и наиболее интересных моментах.

Целостную картину о распространении вида получить не удалось, поскольку по многим регионам сведения отрывочны или отсутствуют. Это касается не только такой обширной территории, как Сибирь (детально обследована лишь ее южная часть), но и многих районов Центральной России.

В пределах бывшего СССР, судя по литературным источникам конца XIX—середины XX в., а также старым гербарным сборам, лобария легочная была широко распространенным видом, массово встречалась по всей лесной зоне, как на равнине, так и в горах (Крылов, 1882; Мартьянов, 1882; Шелль, 1883; Еленкин, 1908; Савич, 1909, 1912, 1914, 1918; Крейер, 1913; Мережковский, 1920; Рассадина, 1929, 1930а; Окснер, 1939, и др.). Только на пределе распространения вида (северная и южная границы лесной зоны, верхние части горно-лесного пояса) авторами фиксируется снижение его встречаемости до полного исчезновения. С высоким покрытием лишайник отмечался на стволах и ветвях как лиственных, так и хвойных деревьев. В горных районах заселял замшелые камни, скалы и каменистые россыпи.

Отмечены находки и вблизи таких крупных городов, как Москва (Гейден, 1900) и Санкт-Петербург (Еленкин, 1921; Рассадина, 1930б).

За прошедшее время встречаемость *L. pulmonaria* значительно снизилась. Для многих регионов, где раньше вид отмечался повсеместно и массово, известны единичные находки. Особенно пострадали европейские популяции. Приведем лишь два примера. Еще в середине прошлого века на территории Украины *L. pulmonaria* была широко распространена в пределах всей лесной зоны (встречалась в окрестностях Киева), а в Карпатах являлась обычным эпифитом на стволах лиственных деревьев (Макаревич, 1947, 1963, Окснер, 1956; Макаревич и др., 1982). В настоящее время на равнинной части Украины зафиксированы считанные местообитания вида, представленные несколькими экземплярами (Червона.., 1996). Разрозненные популяции сохранились лишь в Карпатах, главным образом в пределах охраняемых территорий, да и те находятся на грани вымирания вследствие аэротехногенного загрязнения воздуха (Червона.., 1996; Kondratyuk et al., 1998). При обследовании лесов Новгородской обл. В. П. Савич (1914) упоминает о большом количестве собранных образцов *L. pulmonaria*, находящихся в «прекрасном» состоянии. Исследования О. А. Катениной (1999) на той же территории позволили выявить всего лишь несколько местообитаний вида, сохранившихся в старовозрастных елово-осиновых лесах вблизи водотоков. Анализируя полученные данные, можно утверждать, что на сегодняшний день на территории европейской России вид широко представлен только на юге Республики Карелия (Красная книга.., 1995; Halonen, 1996; Херманссон и др., 2002), в северной части Архангельской обл. (Захарченко, 1989; Баталов и др., 2005) и в Республике Коми (Херманссон и др., 1998; Pystina, 1998; Пыстина, 2003; Семенова, Пыстина, 2003), многочисленные популяции отмечены в горах Северного Кавказа (Криворотов, 1981). В других регионах европейской части России лишайник в основном сохраняется на заповедных территориях (Урбанивичюс, Урбанавичене, 2004).

Отмечено и изменение субстратной приуроченности вида, что связано, предположительно, с массовыми вырубками коренных лесов и сменой основных лесообразующих пород. Так, например, из 13 старых образцов, собранных в пределах современных границ Республики Коми и хранящихся в гербарии лишайников Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE), 9 произрастали на коре ели. В настоящее время основными форофитами *L. pulmonaria* в республике являются мелколиственные деревья — осина, рябина, ива козья. Аналогичная смена субстрата зафиксирована для других регионов на европейском Севере и в средней полосе России.

В восточной части России (Алтай, Саяны, Салаир, Прибайкалье и Забайкалье, Дальний Восток, Сахалин) лишайник можно охарактеризовать как широко распространенный и даже обычный (Макрый, 1990; Седельникова, 1990, 1993, 1996; Скирина, 1995; Давыдов, 1999; Будаева, 2000; Флора и растительность.., 2001; Чабаненко, 2002, и др.). В Сибири присутствие *L. pulmonaria* связано главным образом с распространением в предгорьях и горах черневой тайги. На Дальнем Востоке лишайник встречается во всех типах лесов на различных видах деревьев и кустарников, а также каменистых субстратах.

В качестве основных факторов, ограничивающих распространение лишайника в настоящее время, специалисты отмечают сведение коренных лесов, загрязнение воздушной среды, узкую специализацию вида, что связано с высокой требовательностью к условиям обитания, особенно к влажности воздуха.

Субстратная приуроченность *Lobaria pulmonaria* в таежных лесах Республики Коми

Для выявления ценотической и субстратной приуроченности *L. pulmonaria* в древостоях, характеризующихся высокой встречаемостью и численностью лишайника, были заложены пробные площади. Кроме лесных формаций обследованы пойменные ивняки и вырубки.

Все изученные леса (осиновые и еловые) относятся к категории спелых и перестойных (возраст 80 лет и более). Как правило, это достаточно крупные массивы леса с низкой и средней степенью фрагментации. Сомкнутость крон деревьев в среднем составляет 0.3—0.4.

В результате исследования было установлено, что в еловых лесах *L. pulmonaria* произрастает на 6 древесных видах: *Betula* spp., *Padus avium*, *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Salix* spp. и *Sorbus aucuparia* (всего обследовано 93 дерева). Более чем в трети случаев лобария была встречена на *Sorbus aucuparia*, которая довольно обычна в подлеске. Талломы лишайника на рябине, как правило, многочисленны и сосредоточены в нижней и средней частях стволов (в среднем высота поднятия лишайника по стволу составляет 2.5 м), отдельные образцы были зафиксированы в нижней части кроны на высоте 5 (7) м.

Второй по значению форофит для лобарии в еловых формациях — *Picea obovata*. В подзонах южной и средней тайги на ели лишайник встречается крайне редко, поселяется исключительно на отмирающих нижних ветвях крупных деревьев первого (второго) яруса. В северотаежных лесах данное явление наблюдается чаще. Здесь вид можно встретить в долинных ельниках в нижней части крупных стволов, реже на плакорах — на ветвях и стволах угнетенных елочек. Однако встречаемость и обилие *L. pulmonaria* сравнительно низкие, талломы имеют признаки угнетения.

В осиновых лесах обследовано 158 деревьев, в подавляющем большинстве случаев *L. pulmonaria* была отмечена на стволах *Populus tremula*. Лобария поселяется главным образом в нижней части стволов осин, доминирующих в древостое, поднимаясь на высоту в среднем до 2 м, в отдельных случаях была зафиксирована на высоте 6—7 м. В лесах старших классов возраста осина начинает выпадать из состава древостоя, а лишайник еще долго сохраняется на буреломе, зависших и упавших стволах. В осинниках лобария встречается также на других древесных видах (*Sorbus aucuparia*, видах *Betula*, *Salix caprea*, *Abies sibirica* и *Picea obovata*), но значительно реже.

В зарослях древовидных ив (обследовано 76 деревьев) *L. pulmonaria* отмечается только в подзоне северной тайги. Все обследованные ивняки приурочены к пойменным участкам рек, древостой обычно сильно разрежен. В данном типе насаждений основным форофитом *L. pulmonaria* является ива прутьевидная — *Salix viminalis*. Все деревья ивы, на которых поселяется лишайник, старые, нередко отмирающие, как правило их стволы сильно искривлены и имеют наклон до 30—50° (70°). Лобария на таких деревьях обильно разрастается и доминирует среди эпифитного лишайникового покрова не только на стволе, но и в нижней части кроны. Кроме того, лишайник обитает на *Lonicera pallasii*, *Betula* spp., *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и *Juniperus communis*, но встречается реже и в меньшем обилии.

В южных и центральных районах Республики Коми значительные площади заняты вырубками. На вырубках 2000—2001 гг. было заложено 4 пробные площади: 1 — на сплошной и 3 — на условно-сплошных (вырублены только хвойные деревья). Нами обследовано 34 дерева. Установлено, что на условно-сплошных вырубках лишайник еще некоторое время (1—2 года) сохраняется на оставленных стволах осин, однако регистрируется значительное ухудшение витальности талломов как старых, так и молодых (изменение окраски на красновато-бурую, некроз отдельных участков, особенно краевых) вплоть до их полного отмирания вследствие резкого изменения микроклиматических условий. На сплошной вырубке единственный сильно угнетенный экземпляр *L. pulmonaria* был найден на стволе березы. Отмечено также значительное снижение обилия и ухудшение показателей жизненного состояния вида в древостоях, непосредственно примыкающих к вырубкам.

Таким образом, на территории исследования в различных формациях лесов и ивовых зарослях лобария была зарегистрирована на девяти видах древесных пород. Всего было обследовано 327 деревьев с *L. pulmonaria*. В половине случаев лишайник встречен на *Populus tremula*, далее по убыванию следуют *Salix* spp., *Sorbus aucuparia*, *Picea obovata*, *Betula* spp. Очень редко в качестве форофитов отмечаются *Padus avium*, *Lonicera pallasii* и *Juniperus communis*.

Установлено, что в таежных лесах республики *L. pulmonaria* в большинстве случаев поселяется на деревьях, являющихся доминантами (51 %) и субдоминантами (16 %), в древостое. Особенно наглядно указанная закономерность проявилась в осиновых насаждениях, где 83 % обследованных деревьев с лобарией формируют основной ярус древостоя. Немаловажным субстратом оказался сухостой и валежник деревьев. В целом древесный отпад, включая также бурелом и пни, составляет 26 % от зарегистрированных нахождений лишайника. Роль деревьев и кустарников подлеска, выступающих в качестве форофита *L. pulmonaria*, наиболее значима в еловых насаждениях.

На каждом дереве было оценено обилие лишайника по 7-балльной шкале (Kaupii, Halonen, 1992). Среди лесных сообществ самое высокое обилие лобарии зафиксировано в ивовых насаждениях — 3.6, наименьшее — в осинниках (3.1). Среди форофитов по данному показателю лидируют ивы — 4.0, затем следуют березы — 3.7 и осины — 3.6. В среднем обилие невысокое и составляет 3.2.

Встречаемость и обилие лишайника *Lobaria pulmonaria* в зависимости от условий обитания на стволах деревьев

Эпифитные лишайники, несмотря на их широкое распространение в бореальных лесах, тесно связаны с определенными экологическими условиями среды обитания, что подтверждается многочисленными исследованиями (Barkman, 1958; Сымермаа, 1970, и др.). Имеются сведения о влиянии на состав эпифитного лишайникового покрова физико-химических свойств субстрата, высоты над землей и экспозиции ствола, типа леса, сомкнутости и плотности древостоя, возраста деревьев, диаметра ствола, категории жизненности деревьев и параметров кроны. Наиболее высокие требования к условиям обитания проявляют редкие и охраняемые виды лишайников. Однако наши знания об экологических факторах среды, важных для жизнедеятельности лишайников, крайне ограничены. Все это справедливо и в отношении к *L. pulmonaria*.

Мы рассмотрели следующие характеристики условий местообитания *L. pulmonaria*: возраст дерева, кислотность коры, структура поверхности коры, диаметр и угол наклона ствола, высота поднятия лишайника по стволу, освещенность (табл. 1).

Возраст деревьев. В определении точного возраста древесных видов существовали трудности, связанные с отсутствием возрастного бурава. Поэтому для определения приблизительного возраста были использованы сведения, характеризующие таксационные показатели древостоя каждого выдела на лесоустроительных картах.

ТАБЛИЦА 1

Средние показатели обилия лишайника *Lobaria pulmonaria* и характеристик условий местообитания в лесах Республики Коми

	Осинники							Ельники						
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**
Populus tremula	**141**	**3.2**	2.1	**1.9**	**7.8**	4.6	**37**	**10**	**3.6**	2.7	**1.6**	**4.0**	**4.6**	**44**
Picea obovata	**2**	**1.0**	0.8	**3.5**	**45.0**	4.7	**11**	**26**	**2.5**	2.0	**2.0**	**4.0**	4.8	**16**
Sorbus aucuparia	**7**	**3.3**	2.1	**2.3**	**50.7**	6.0	7	**33**	**3.4**	2.5	**2.2**	**11.5**	**5.9**	**12**
Salix spp.	**2**	**2.0**	1.4	**1.0**	**10.0**	4.7	34	**8**	**4.0**	3.2	**1.6**	**26.3**	**5.4**	**25**
Betula spp.	**3**	**3.3**	2.0	**1.7**	**11.7**	5.4	**27**	**15**	**3.2**	1.9	**1.5**	**15.2**	**5.5**	30
Abies sibirica	**3**	**1.3**	1.0	**1.7**	0	5.1	20	—	—	—	—	—	—	—
Padus avium	—	—	—	—	—	—	—	**1**	1	2.0	**1.0**	40.0	4.8	**8**
Juniperus communis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lonicera pallasii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Взвешенное среднее		**3.1**	**2.1**	**1.9**	**10.2**	**4.7**	**35**		**3.2**	**2.3**	**1.9**	**10.8**	**5.3**	**21.0**

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

	Ивняки						
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**
Populus tremula	—	—	—	—	—	—	—
Picea obovata	—	—	—	—	—	—	—
Sorbus aucuparia	**2**	**2.0**	0.9	**2.0**	**12.5**	5.5	4
Salix spp.	**65**	**3.7**	**3.5**	**2.7**	**37.4**	5.7	**26**
Betula spp.	**3**	**3.7**	5.1	**2.7**	**6.7**	**5.1**	40
Abies sibirica	—	—	—	—	—	—	—
Padus avium	**2**	**3.0**	0.8	**2.0**	**12.5**	5.1	**9**
Juniperus communis	**1**	**3.0**	**0.5**	**2.0**	**0**	**5.3**	**3**
Lonicera pallasii	**3**	**3.0**	**1.3**	**2.7**	**6.7**	**4.4**	**3**
Взвешенное среднее		**3.6**	**3.3**	**2.7**	**33.1**	**5.6**	**25**

Примечание. **1** — **число обследованных стволов**, **2** — обилие (в баллах от 1 до 7), **3** — высота поднятия лишайника по стволу (м), **4** — освещение (в баллах от 1 до 4), **5** — угол наклона ствола (в градусах), **6** — pH коры, **7** — диаметр ствла (см).

Выявлено, что молодые талломы *L. pulmonaria* начинают заселять деревья, достигшие возраста 70—80 лет (данные относятся в основном к осиновым лесам). Максимальным возрастом (200 и более лет), по-видимому, обладали ели, растущие в первом ярусе пойменных еловых насаждений.

Структура коры. В нашей работе 312 (87 %) обследованных стволов (учитывались как живые деревья, так и сухостой, пни, бурелом и валежник) в месте произрастания лобарии обладали более или менее толстой трещиноватой корой. Чешуйчатая кора была зафиксирована у 26 (7 %) деревьев (ель) и гладкая кора на 13 (4 %) стволах (черемуха, рябина, пихта). На 8 обследованных стволах (рябина, осина, ель) лобария росла на обнаженной или гниющей древесине. Интересно, что у 35 % стволов живых деревьев кора начинала отслаиваться и подвергаться начальным стадиям гниения, а у 13 % обследованных стволов обнаружена сильная степень разложения отдельных участков коры. Особенно часто такие стволы наблюдаются среди старовозрастных деревьев осины и ивы. В общей сложности, учитывая как живые, так и мертвые деревья, 49 % обследованных столов в месте произрастания *L. pulmonaria* имели кору, находящуюся на различных стадиях разрушения. Четвертая часть (24 %) изученных стволов в месте прикрепления лобарии имела хорошо развитый моховой покров.

Диаметр ствола. Диаметр стволов на уровне груди (130 см) измеряли только у стоящих деревьев (в том числе сухостойных). Замеры были сделаны у 306 деревьев. Максимальный диаметр отмечен у осины — 88 см, минимальный у ели — 2 см. Средний диаметр стволов составляет 24 см.

Угол наклона ствола. Для некоторых лишайников очень важен наклон ствола, поскольку эпифитная растительность лучше развивается на влажной и хорошо освещенной верхней стороне. Положительно наклоненные поверхности стволов получают в 2—3 раза больше осадков, чем отрицательно наклоненные (Горшков, 1991). В среднем угол наклона стволов обследованных деревьев небольшой и составляет 14° (табл. 1). Стволы половины обследованных деревьев не имеют наклона. Максимальный из зарегистрированных углов наклона у живых деревьев равняется 70° (*Salix viminalis*).

Высота над землей. С увеличением высоты поднятия над землей наблюдается изменение характеристик многих важных для обитания лишайников экологических факторов. К основным из них относятся резкое изменение уровня освещенности и влажности. Меняется структура поверхности коры: у основания ствола кора более грубая и трещиноватая, часто обрастает бриофитами, в верхней части — молодая, гладкая.

В таежных лесах Республики Коми на стволах деревьев талломы *L. pulmonaria* начинают появляться в среднем на высоте 50—70 см от земли, редко ниже. Комлевая часть деревьев, особенно осин, почти постоянно покрыта мхами, что препятствует образованию колоний менее конкурентоспособных лишайников. Возможно, недостаток освещения в самых нижних участках стволов также ограничивает расселение вида. Высота поднятия лишайника по стволу в осиновых и еловых лесах приблизительно одинаковая (табл. 1). Максимальный показатель в том и другом случае равняется 7 м, взвешенное среднее значение для осинников составляет 1 м, для ельников — 2.3 м (табл. 1). В обследованных ивняках высота поднятия над землей *L. pulmonaria* несколько выше. Один раз лишайник был зафиксирован на отметке 15 м, средняя высота 3.3 м. Наблюдаемое явление следовало ожидать, поскольку в пойменных зарослях древовидных ив складываются наиболее благоприятные микроклиматические условия для обитания лобарии легочной, а именно обилие света вследствие сильной разреженности древостоев и постоянно высокая влажность воздуха из-за близкого расположения водотока.

Кислотность субстрата. Кислотность коры является особенно значимым фактором, ограничивающим расселение многих эпифитных лишайников. Подавляющее большинство эпифитов в бореальных лесах являются ацидофилами и растет на кислой коре (pH = 3—4) широко распространенных древесных видов — ели, сосны, березы (Kuusinen, 1994). Лишайник *L. pulmonaria* относится к субнейтрофилам—слабым ацидофилам (Wirth, 1995).

В наших исследованиях минимальное значение кислотности (pH = 3.8) отмечено для *Populus tremula* и *Picea obovata* (табл. 2), максимальное (pH = 7.3) — для *Sorbus aucuparia*. Среднее значение кислотности коры всех обследованных деревьев равняется 5.2. Установлено, что показания pH коры деревьев, на которых в большинстве случаев поселялась *L. pulmonaria*, находятся в диапазоне значений от 4 до 6.

Освещение. Среди всех исследованных растительных сообществ наиболее высоким уровнем освещенности характеризуются пойменные ивняки (табл. 1). Для оси-

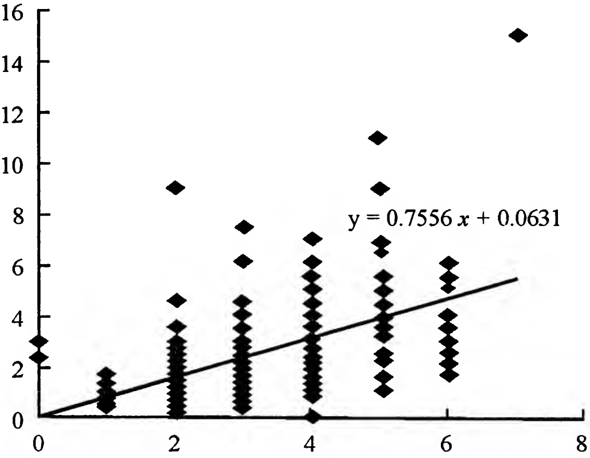
ТАБЛИЦА 2

Кислотность коры различных видов деревьев

Вид дерева	Значение pH		
	min	max	среднее
Populus tremula	3.8	6.6	4.6
Salix spp.	4.4	6.7	5.6
Abies sibirica	4.9	5.3	5.1
Picea obovata	3.8	5.2	4.8
Betula spp.	4.4	6.0	5.9
Padus avium	4.7	5.6	4.8
Sorbus aucuparia	4.7	7.3	5.6
Juniperus communis		5.3	
Lonicera pallassi		4.4	
Среднее			5.2

новых и еловых лесов получены равные показатели. Выявлено, что в осиновых лесах *L. pulmonaria* поселяется на стволах ели, в основном имеющих освещение выше среднего (табл. 1). В еловых лесах освещение всех стволов с лобарией не превышает 2 баллов, за исключением рябин (2.2 балла). Напомним, что в ельниках стволы рябины являются наиболее важным субстратом для лобарии. Рябины с обитающим на них лишайником в рассматриваемых насаждениях обычно растут в «окнах» или более или менее разреженных участках древостоя.

В наших исследованиях сделана попытка найти зависимость обилия лишайников от показателей, характеризующих экологические условия обитания вида: pH коры, освещенность, угол наклона, высота над землей, окружность ствола. При анализе всего массива данных установлена достоверная положительная зависимость обилия только от одного фактора — высоты поднятия по стволу (см. рисунок). В остальных случаях (освещенность, pH коры, диаметр ствола, угол наклона и т. д.) связи были крайне слабые.



Взаимосвязь обилия *Lobaria pulmonaria* и максимальной высоты поднятия над землей в таежных лесах Республики Коми.

По оси абсцисс — обилие, баллы; по оси ординат — высота поднятия *Lobaria pulmonaria* над землей, м.

Заключение

Современные методы ведения лесного хозяйства и аэротехногенное загрязнение воздушной среды, принявшее глобальные масштабы, стали причиной резкого сокращения, в отдельных случаях — исчезновения популяций эпифитного лишайника *L. pulmonaria* во многих регионах Европы. На сегодняшний день вид широко встречается только на Европейском Севере, где сохранились массивы ненарушенных лесов, развивающихся в режиме естественной динамики, и в горах Северного Кавказа. На территории Республики Коми лишайник широко распространен на всем протяжении таежной зоны, а в южных районах в спелых осинниках является обычным эпифитным видом. Обитает преимущественно в старовозрастных лесах, коренных или производных пирогенного происхождения. Основные субстраты — крупные стволы осины, рябины и ивы. Вид обладает достаточной экологической пластичностью. Подтверждением этому является то, что *L. pulmonaria* встречается на многих видах деревьев в различных формациях бореальных лесов. Выявлены параметры деревьев-форофитов, из которых наиболее значимыми для произрастания лишайника являются кислотность и структура поверхности коры. Для всех лесных формаций достоверно установлено увеличение обилия с высотой поднятия лишайника над землей. В настоящее время состояние популяции *L. pulmonaria* в Республике Коми можно оценить как стабильное, в ближайшее время даже при современных темпах развития лесной и промышленных отраслей региона угрозы не ожидается.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории лихенологии Ботанического института им. В. Л. Комарова за предоставленную возможность работать с гербарными фондами, а также лихенологам А. Е. Селиванову, Л. Г. Бязрову, М. С. Булдакову, Е. А. Давыдову, И. А. Галаниной, Н. Н. Кобзарь, О. А. Катаевой, С. Е. Журавлевой, А. С. Евстигнеевой, О. С. Меркуловой, В. Г. Кулакову, О. В. Лавриненко, Д. Е. Петренко, Т. Л. Слонову, В. Н. Тарасовой и В. И. Степановой за ответы на анкету.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баталов А. Е., Корепанов В. И., Кочерина Е. В. и др. Редкие виды растений, животных и грибов лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. Архангельск, 2005. 96 с.

Будаева С. Э. Лишайники Бурятии. Улан-Удэ, 2000. 144 с.

Гейден К. Л. Список растений, собранных в Московской губернии на экскурсиях с 1896 по 1899 г. М., 1900. № 3. С. 70.

Горшков В. В. Использование эпифитных лишайников для индикации атмосферного загрязнения: Методические рекомендации. Апатиты, 1991. 38 с.

Давыдов Е. А. Лишайник из красных книг СССР и РСФСР *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (*Lobariacea*, LICHENES) в Алтайском крае // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1999. Т. 4 (1). С. 18—23.

Еленкин А. А. Предварительный отчет о командировке в Среднюю Россию летом 1907 г. // Изв. Имп. СПб. бот. сада. 1908. Т. 8. Вып. 1. С. 13—16.

Еленкин А. А. Лишайники как объект педагогики и научного исследования // Экскурсионное дело. 1921. № 2, 3. С. 114—178.

Захарченко Ю. В. Лишайники Пинежского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1989. С. 60—68.

Катенина О. А. Эпифитные лишайники в составе лихенофлоры Новгородской области // Новости систематики низших растений. СПб., 1999. Т. 33. С. 130—138.

Красная Книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Крейер Г. К. К флоре лишайников Могилевской губернии. Сборы 1908—1910 годов // Тр. Импер. СПб. бот. сада. 1913. Т. 31. С. 263—440.

Криворотов С. Б. К изучению географии эпифитных лишайников некоторых горных районов Краснодарского Края. Краснодар, 1981. 11 с.

Крылов П. Материалы к флоре Пермской губернии. Вып. III // Тр. Общ. естествоиспытателей при Казанском ун-те. Т. XI. Вып. 5. Казань, 1882. С. 1—41.

Макаревич М. Ф. Лишайники, зібрані в Радянських Східних Карпатах в 1940 р. // Ботанический журнал АН УССР. 1947. Т. 4. № 1—2. С. 111—127.

Макаревич М. Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ, 1963. 261 с.

Макаревич М. Ф., Навроцкая И. Л., Юдина И. В. Атлас географического распространения лишайников в Украинских Карпатах. Киев, 1982. 404 с.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.

Мартьянов Н. Материалы для флоры Минусинского края // Тр. О-ва испытателей при Казанском университете. Т. XI. Вып. 3. Казань, 1882. С. 1—182.

Мережковский К. С. Список лишайников Крыма // Тр. Ботанического музея Российской академии наук. 1920. № 18. С. 143—180.

Окснер А. М. Лишайники басейну рік Індігірки, Яни, Лени та Південного Прибайкалля. I // Журнал Інституту Ботаніки АН УРСР. 1939. № 23 (31). С. 117—139.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Том 1. Киев, 1956. 495 с.

Орлов Д. С. Методы определения pH и окислительно-восстановительного потенциала почв // Агрохимические методы исследования почв. М., 1975. С. 279—283.

Пыстина Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург, 2003. 240 с.

Рассадина К. А. Лишайники Вологодской губернии. Доклады Академии Наук СССР. 1929. С. 221—226.

Рассадина К. А. Лишайники, собранные С. С. Ганешиным в Лужском уезде и окр. Ново-Сиверской Ленинградской губернии // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1930а. Вып. 22. С. 319—327.

Рассадина К. А. О лишайниках бывшего Петергофского уезда Ленинградской губернии // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1930б. Вып. 22. С. 223—271.

Савич В. П. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской // Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей. 1909. Т. 40. Вып. 2. С. 113—172.

Савич В. П. Лишайники, собранные Р. Р. Поле на крайнем севере Европейской России // Тр. Импер. Ботанического сада. Юрьев, 1912. № 32. С. 15—67.

Савич В. П. К изучению лишайников Новгородской губернии // Изв. Импер. ботанического сада Петра Великого. Петроград, 1914. Т. 14. Приложение 1. 105 с.

Савич В. П. Несколько лихенологических экскурсий в Архангельской губернии в 1916 и 1917 гг. // Известия Главного Ботанического сада РСФСР. Петроград, 1918. Т. 18. Вып. 1. С. 19—26.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск, 1990. 175 с.

Седельникова Н. В. Лишайники // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993. С. 33—78.

Седельникова Н. В. Систематический список лишайников Восточного Саяна // Новости систематики низших растений. СПб., 1996. Т. 31. С. 144—151.

Семенова Н. А., Пыстина Т. Н. Распространение и экология *Lobaria pulmonaria* (L.) HOFFM в южных районах республики Коми // Матер. докл. X молодежной науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2003. С. 32.

Скирина И. Ф. Лишайники Сихотэ-Алинского биосферного района. Владивосток, 1995. 132 с.

Сымермаа А. А. Лишайники-эпифиты основных типов леса Эстонии // Тр. по ботанике. Тарту, 1970. Т. 9. С. 265—297. (Учен. зап. Тартуского ун-та. Вып. 268).

Урбанивичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники заповедников России / Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. 370 с.

Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай). Новосибирск, 2001. 316 с.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 64 с.

Херманссон Я., Тарасова В. Н., Степанова В. И., Сонина А. В. Лишайники заповедника «Кивач» (Аннотированные списки видов) // Флора и фауна заповедников. 2002. Вып. 101. 36 с.

Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток, 2002. 232 с.

Червона книга України. Рослинний світ: / Редкол.: Ю. Р. Шеляг-Сосонко (відп. ред.) та ін. Київ: Українська енциклопедия ім. М. П. Бажана, 1996. 608 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Шелль Ю. К. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний (Споровые растения) // Тр. О-ва Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете. Казань, 1883. Т. 12. Вып. 1. С. 1—93.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes // Assen. Netherland. 1958. 628 p.

Halonen P. Lichens of the former Kutsa Nature Reserve. OR. 1996. N 16. P. 63—68.

Kaupii M., *Halonen P.* Lichens as indicators of air pollution in Oulee, northern Finland // Annales Botanici Fennici. N 29. 1992. P. 1—9.

Kondratyuk S., *Coppins B.*, *Zelenko S.* et al. Lobarion lichens as indicators of primeval forests in the Ukraian part of the proposed trilateral reserve «Eastern Carpathians» // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop: honored to the 100-years anniversary of a famous Ukrainian lichenologist Professor Alfred M. Oxner (1898—1973), 25—30 May 1998, Kostrino, Ukraine). Kiev, 1998. P. 64—79.

Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests in Finland // Annales Botanici Fennici. 1994. N 31. P. 77—92.

Pystina T. The genus *Lobaria* in the Komi Republic // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin Intern. Workshop: honored to the 100-years anniversary of a famous Ukrainian lichenologist Professor Alfred M. Oxner (1898—1973), 25—30 May 1998, Kostrino, Ukraine). Kiev, 1998. P. 116—117.

Wirth V. Die Flechten Baden-Wurttembergs. Teil 1—2. Stuttgart, 1995. 1006 p.

SUMMARY

The results of a study of distribution and ecology of a protected epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* in the Komi Republic are presented. Its coenotic and substrate preferences are revealed; the dependence of its occurrence and abundance on environmental conditions is studied.

УДК 581.3

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© И. И. Шамров, А. А. Бабро

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* И *R. LUTEUM* (*ERICACEAE*)

I. I. SHAMROV, A. A. BABRO. DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF GYNOECIUM AND OVULE IN *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* AND *R. LUTEUM* (*ERICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 17.06.2008

У *Rhododendron luteum* и *R. schlippenbachii* гинецей возникает как паракарпный и таким его строение сохраняется вверху завязи и в столбике. Лопасти рыльца свободные, как в апокарпном гинецее. В средней части завязи происходит соприкосновение плацент, а в основании она становится 5-гнездной, как в синкарпном гинецее. Образованию семязачатка предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В центре формирующегося примордия семязачатка происходит периклинальное деление крупной центральной субэпидермальной клетки: верхняя производная становится археспориальной клеткой, а нижняя клетка вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образует осевые ряды. Семязачаток геми-кампилотропный, медионуцеллятный, унитегмальный, мезохалазальный и сессильный. В нуцеллусе дифференцируется постаменто-подиум, разрушающийся перед оплодотворением. В интегументе эпидермального происхождения формируется эндотелий. Гипостаза состоит из двух слоев клеток с тонкими оболочками и разрушается в ходе развития семени. Для изученных видов характерны преимущественно одноклеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор, зародышевый мешок Polygonum-типа. В развитии гинецея выявлены нарушения: недоразвитие плацент, полное срастание всех пяти плодолистиков с образованием синкарпной завязи. Основные процессы морфогенеза гинецея и семязачатка протекают сходно в условиях интродукции в ботанических садах как С.-Петербурга, так и Приморского края.

Ключевые слова: морфогенез, гинецей, семязачаток, *Ericaceae, Rhododendron schlippenbachii, R. luteum.*

Rhododendron schlippenbachii Maxim. (рододендрон Шлиппенбаха) и *R. luteum* Sweet (рододендрон желтый) являются ресурсными растениями. В настоящее время многие популяции этих видов в пределах ареала на территории России находятся под угрозой исчезновения. Семенное размножение является наиболее доступным способом возобновления рододендронов. Однако в условиях интродукции реализация этого типа размножения сопряжена с рядом трудностей. Для общей оценки успешности репродукции важное значение приобретает изучение гинецея, нормальное развитие и строение которого обеспечивает формирование фертильных семязачатков. Эмбриологически рододендроны изучены фрагментарно. Имеются сведения по некоторым аспектам строения гинецея, морфологии семязачатка и отдельным стадиям прохождения мегаспоро- и мегагаметогенеза (Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1989, 1991; Williams et al., 1991). В связи с этим целью данной работы явилось выявление особенностей морфогенеза гинецея и семязачатка, начиная с самых ранних этапов их формирования.

Материал и методика

Наблюдения за растениями *Rhododendron schlippenbachii*, *R. luteum* и сбор материала проводили в течение 2002—2006 гг. в ботанических садах С.-Петербурга: С.-Петербургской государственной лесотехнической академии (СПбГЛА) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН). Исследуемые растения произрастают в открытом грунте. Для сравнения в исследование был также включен материал, полученный при выращивании растений в дендрариях Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток) и Горнотаежной станции ДВО РАН (Уссурийский р-н Приморского края).

Для световой микроскопии бутоны и цветки фиксировали в смеси FAA (70%-й этиловый спирт, 40%-й формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Паушева, 1974). Срезы толщиной 10—14 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену (окраска ядер и выявление в них хроматина). Для подкраски цитоплазмы использовали гематоксилин по Эрлиху, для окраски оболочек — алциановый синий. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Результаты исследования

Гинецей состоит из 5 плодолистиков, завязь верхняя. Строение гинецея у *Rhododendron luteum* и *R. schlippenbachii* различается от основания завязи до рыльца и его генезис может быть описан с позиций разных концепций. Исходя из **концепции кондупликатного плодолистика,** гинецей возникает как паракарпный, при этом как абаксиальные, так и адаксиальные края смежных плодолистиков

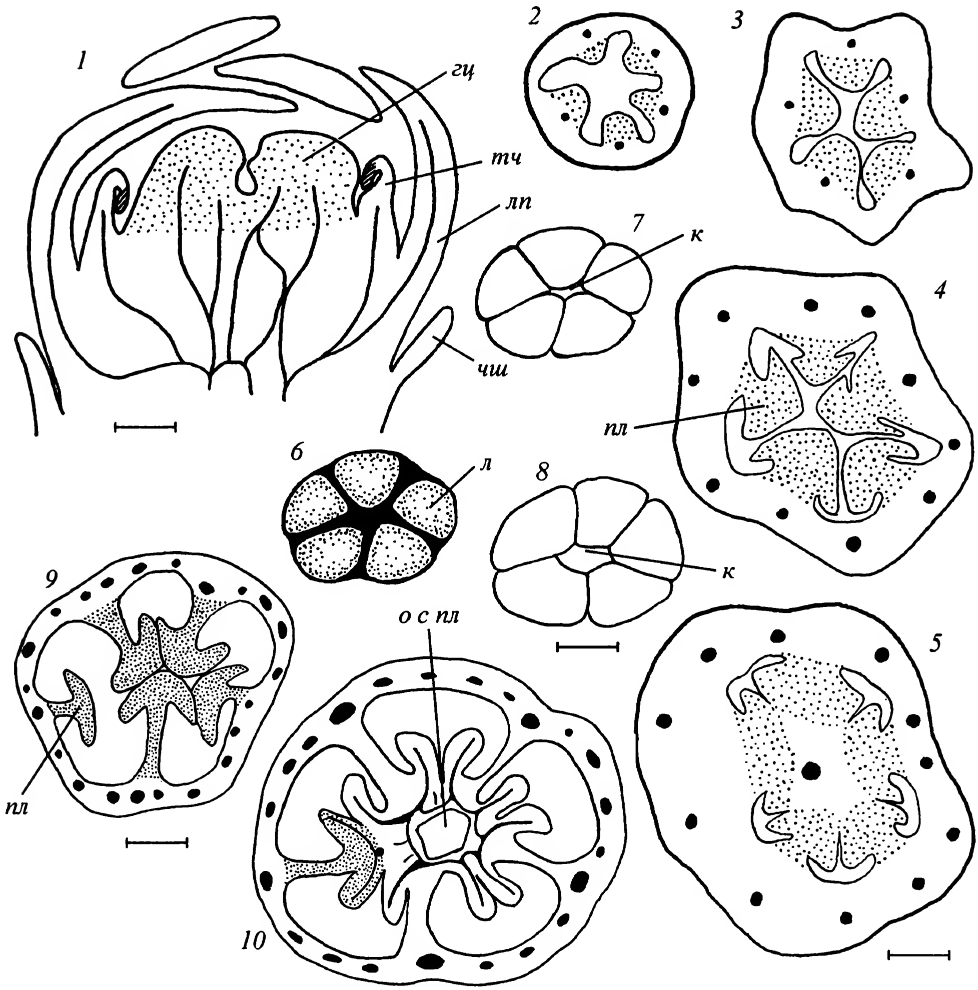


Рис. 1. Строение гинецея у *Rhododendron schlippenbachii*.

1 — цветок на ранних стадиях развития (примордий семязачатка и микроспорангий перед мейозом); *2—5* — поперечные срезы гинецея в столбике (*2*), верхней (*3*), средней (*4*) и нижней (*5*) частях завязи; *6—8* — строение рыльца и столбика: *6* — рыльце с лопастями, *7* — область перехода от столбика к рыльцу, *8* — столбик с каналом; *9—10* — аномалии в строении гинецея: в средней (*9*) и нижней (*10*) частях завязи одна из плацент недоразвита, в результате чего два гнезда меньших размеров. *гц* — гинецей, *к* — канал в столбике, *л* — лопасти рыльца, *лп* — лепестки, *о с пл* — область срастания плацент, *пл* — плацента, *тч* — тычинки, *чш* — чашелистики. Масштабные линейки, мкм: *1—5* — 50, *6—10* — 100.

оказываются сросшимися (рис. 1, *1*). Организация гинецея в ходе развития становится не одинаковой относительно продольной оси: вверху завязь остается одногнездной, как в паракарпном гинецее, в середине она становится ложно 5-гнездной за счет соприкосновения плацент, а в основании — 5-гнездной, как в синкарпном гинецее в результате постгенитального срастания плацент в центре (рис. 1, *1—5*; 2, *1—5*). В средней части завязи границы плацент четко видны за счет эпидермальных густоплазменных и, возможно, секреторных клеток. Следует подчеркнуть, что строение столбика и рыльца оказывается таким же, как и вверху завязи, т.е. напоминает структуру одногнездного паракарпного гинецея (рис. 1, *2, 7, 8*; 2, *2*). Однако апикальные области рыльца каждого плодолистика являются само-

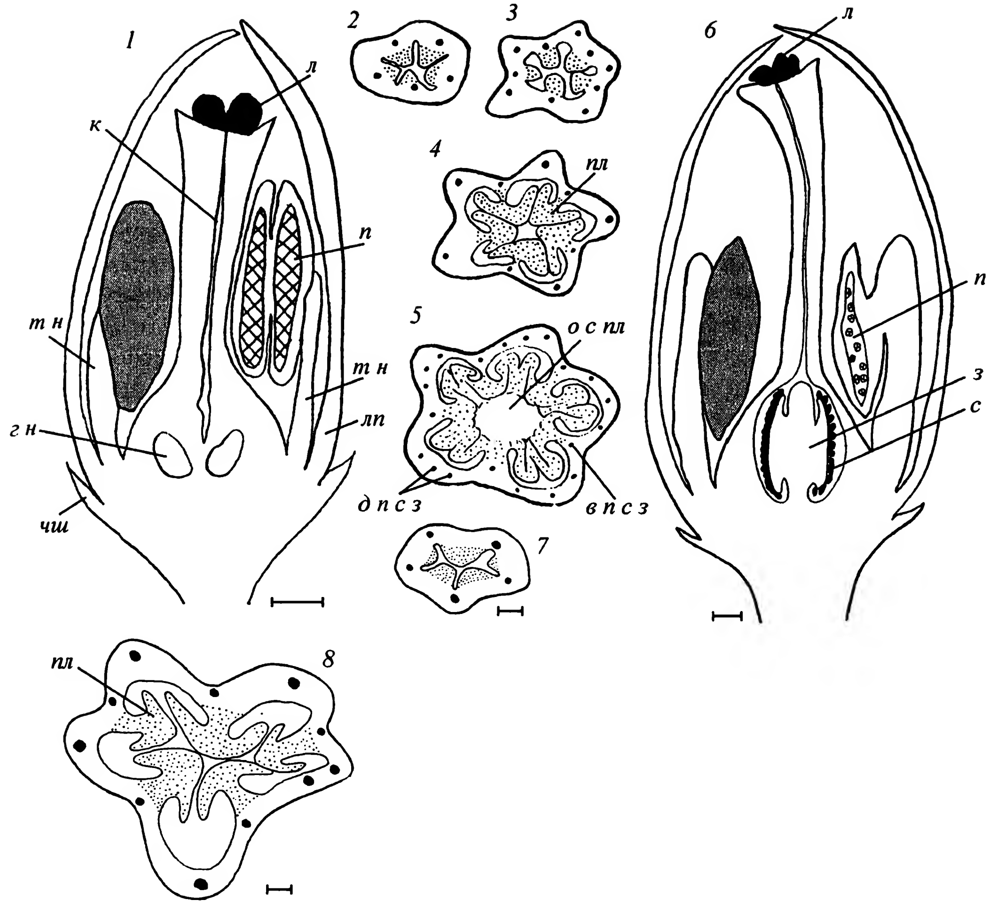


Рис. 2. Строение гинецея у *Rhododendron luteum*.

1 — цветок на ранних стадиях развития (примордий семязачатка и пыльники на стадии тетрад микроспор); *2—5* — поперечные срезы гинецея при переходе от столбика к завязи (*2*), в верхней (*3*), средней (*4*) и нижней (*5*) частях завязи; *6—8* — аномалии в строении гинецея: синкарпная завязь в результате полного срастания всех плодолистиков; *7*, *8* — недоразвитие двух плацент в верхней (*7*) и средней (*8*) частях завязи, а в центре завязи смыкаются только три плаценты. *в п с з* — вентральные проводящие пучки стенки завязи, *г н* — гнезда завязи, *д п с з* — дорзальные пучки стенки завязи, *з* — завязь, *п* — пыльник, *с* — семязачаток, *т н* — тычиночная нить. Остальные обозначения, как на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *1—6* — 200, *7—8* — 50.

стоятельными (как в апокарпном гинецее); возникающие при этом лопасти рыльца плотно сомкнуты в центре и закрывают канал столбика (рис. 1, *6*). У *R. luteum* верхние края плодолистиков при переходе от столбика к рыльцу образуют чашевидную структуру, подобную гиностегию, на верхушке которого располагаются лопасти рыльца (рис. 2, *1*). Согласно **концепции пельтатного плодолистика,** или концепции вертикальной зональности гинецея, строение гинецея у изученных видов происходит в рамках второго варианта синкарпии (Волгин, Тихомиров, 1980). Для него характерны синасцидиатная (основание завязи, где происходит срастание плодолистиков и видны 5 гнезд), симпликатная (средняя и верхняя части завязи, где плаценты плодолистиков разрастаются от периферии к центру и имеется только одно общее гнездо; столбик и нижняя часть рыльца с каналом) и асимпликатная (соответствует лопастям рыльца) зоны.

В развитии гинецея выявлены нарушения. У исследованных нами видов наблюдалось недоразвитие одной, а иногда и двух плацент (рис. 1, *9*, *10*; 2, *7*, *8*). Это приводило к тому, что в центре завязи происходило смыкание плацент не пяти, а только четырех или трех плодолистиков. В нижней части завязи все плаценты срастались, но 2 либо 3 гнезда отличались меньшими размерами. В ряде случаев происходило образование синкарпной завязи в результате объединения всех плодолистиков, однако в апикальной и базальной частях плаценты срастались не полностью, а только своими центральными областями (рис. 2, *6*).

Плацентация. У изученных видов рододендрона семязачатки развиваются на плацентарных выростах разной морфологической природы. В верхней части (до границы со столбиком) плацентация париетальная, в средней части — сутурально-угловая, в нижней части — центрально-угловая. На каждой плаценте развивается от 50 до 150 семязачатков, располагающихся в 4 ряда с небольшим смещением относительно друг друга.

Примордий семязачатка. Проведенное нами исследование показало, что его образованию предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В субэпидерме плаценты клетки делятся сначала только антиклинально. Но постепенно в центре формирующегося примордия семязачатка за счет более плотной цитоплазмы начинает выделяться крупная субэпидермальная клетка (*R. schlippenbachii* — рис. 3, *1*) либо центральная крупная и 2 смежные латеральные клетки меньших размеров (*R. luteum* — рис. 4, *1*). Центральная клетка делится периклинально. В нижележащих слоях плаценты деления клеток ориентированы различно, но все же доминируют периклинальные деления. Затем вследствие «смещения» слоев примордия семязачатка относительно исходных слоев плаценты верхняя производная поделившейся субэпидермальной клетки становится археспориальной клеткой, а нижняя производная вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют осевые ряды (рис. 3, *2*; 4, *2*). Такой характер деления клеток плаценты позволяет диагностировать строение нуцеллуса с самых ранних стадий развития — под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) будет формироваться базальная область нуцеллуса.

Возникает примордий семязачатка, связанный прокамбиальными тяжами клеток с плацентарным проводящим пучком (рис. 3, *3*; 4, *3*). В нем можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (археспориальная клетка), латеральную (субэпидермальный слой) и базальную (1—3 продольных рядов клеток).

Дифференциация примордия семязачатка начинается с инициации интегумента из клеток эпидермы. На этом уровне выделяются инициали гипостазы. Апикальная часть примордия семязачатка над интегументом и гипостазой представляет собой нуцеллус (его формирование происходит преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермального слоя плаценты), а базальная часть — халазу. В результате конгенитального срастания наблюдается объединение инициалей фуникулуса и интегумента с адаксиальной стороны семязачатка, что приводит к формированию рафе (рис. 3, *4*; 4, *4*). Фуникулус как самостоятельная структура не развивается, семязачаток сессильный, или сидячий. Постепенно происходит поворот семязачатка, сначала в гемитропное положение со смещением гипостазы, халазы и проводящего пучка из прокамбиальных клеток. Для такого семязачатка характерна прямая продольная ось, образованная халазой, нуцеллусом и микропиле (рис. 3, *5*; 5, *1*). Формирования анатропного семязачатка не происходит. Изгибание продольной оси семязачатка начинается со стадии

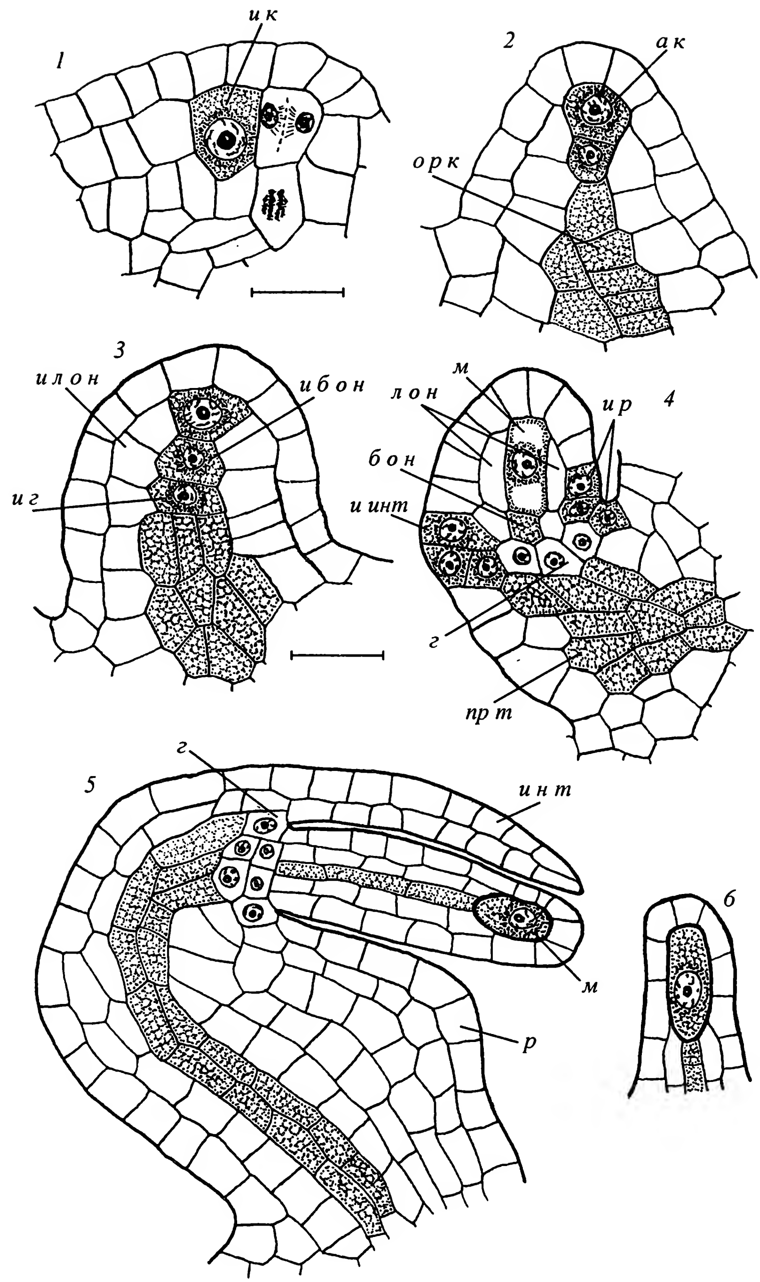


Рис. 3. Заложение семязачатка и его строение перед мейозом у *Rhododendron schlippenbachii*.

1 — дифференциация инициальной клетки в субэпидерме плаценты; *2*, *3* — образование археспориальной клетки, инициалей базальной и латеральной зон нуцеллуса и гипостазы; *4* — выделение инициалей интегумента и рафе; *5*, *6* — семязачаток на стадии мегаспороцита перед мейозом. *а к* — археспориальная клетка, *б о н* — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *и б о н* — инициали базальной области нуцеллуса, *и г* — инициаль гипостазы, *и инт* — инициали интегумента, *и к* — инициальные клетки, *и л о н* — инициали латеральной области нуцеллуса, *инт* — интегумент, *и р* — инициали рафе. *л о н* — латеральная область нуцеллуса, *м* — мегаспороцит, *о р к* — осевой ряд клеток, *пр т* — прокамбиальный тяж, *р* — рафе. Масштабная линейка — 10 мкм.

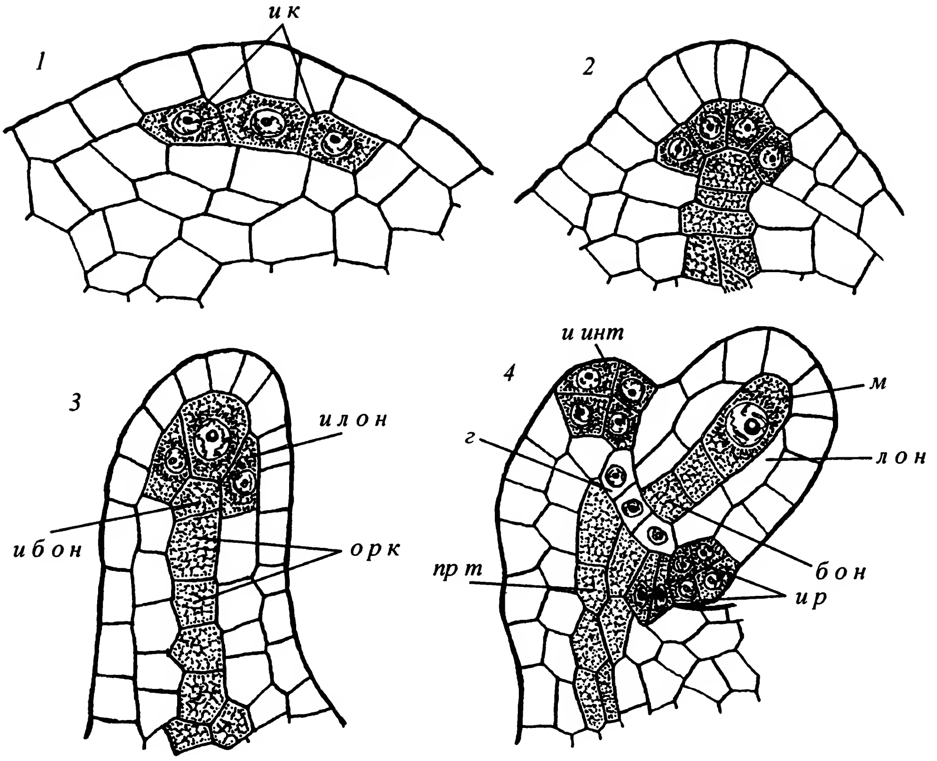


Рис. 4. Заложение семязачатка и его строение перед мейозом у *Rhododendron luteum*.

1 — дифференциация инициальных клеток в субэпидерме плаценты; *2* — образование двух археспориальных клеток, инициалей базальной и латеральной областей нуцеллуса; *3* — примордий семязачатка с дифференцирующимся мегаспороцитом; *4* — семязачаток перед мейозом, видны поделившиеся инициали интегумента, рафе и гипостазы. Обозначения, как на рис. 3. Масштабная линейка — 10 мкм.

тетрады мегаспор у *R. luteum* (рис. 5, *3, 4, 6*) и со стадии 2-, 4-ядерного зародышевого мешка у *R. schlippenbachii* (рис. 6, *1—3*). Прежде всего изгибаются микропиле и зародышевый мешок. Все эти процессы в конечном итоге приводят к становлению не гемитропного или анатропного, а геми-кампилотропного морфологического типа семязачатка.

Семязачаток медионуцеллятный. В **нуцеллусе** топографически, не считая эпидермы, выделяются два слоя: субэпидермальный (латеральная область по отношению к мегаспороциту) и ряд клеток под мегаспороцитом (базальная область) (рис. 3, *4—6*; 4, *4*; 5, *1*). В ходе развития клетки нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки, самые крупные на первых стадиях, постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся удлиненными, а в цитоплазме начинается деструкция содержимого. Наиболее отчетливо эти процессы выявляются со стадии функционирующей мегаспоры (рис. 5, *3*; 6, *3*). После дегенерации апикальных клеток эпидермы в основании формирующегося 2-ядерного зародышевого мешка образуется колонковидная структура — постаменто-подиум (по терминологии И. И. Шамрова, 1999) (рис. 5, *4, 5*). Его клетки имеют удлиненную форму и более плотную цитоплазму, но постепенно они начинают разрушаться и в семязачатке перед оплодотворением видны лишь их темноокрашенные остатки (рис. 7, *2*).

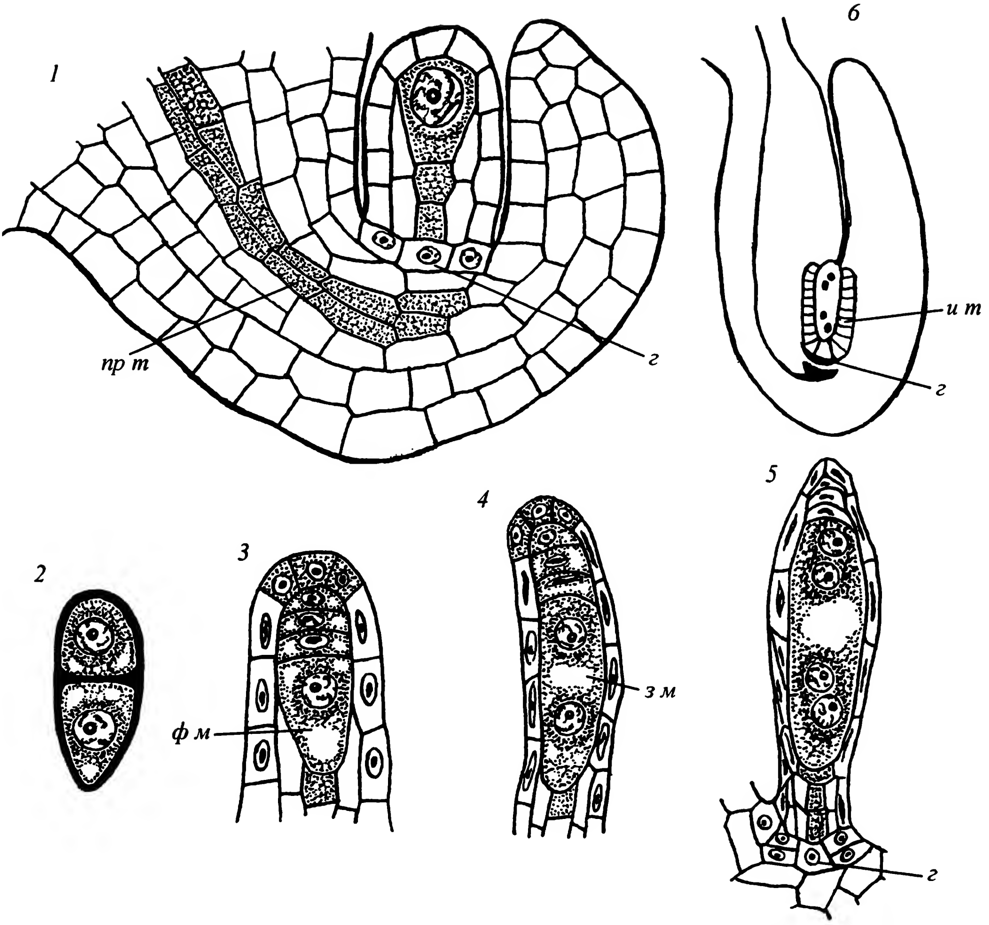


Рис. 5. Мегаспорогенез и ранние стадии развития зародышевого мешка у *Rhododendron luteum*.

1 — семязачаток на стадии мегаспороцита в профазе I, *2* — диада клеток, *3* — тетрада мегаспор, *4* — 2-ядерный зародышевый мешок, *5* — 4-ядерный зародышевый мешок, *6* — схема семязачатка с интегументальным тапетумом на стадии 4-ядерного зародышевого мешка, семязачаток, зародышевый мешок и микропиле начинают изгибаться. *з м* — зародышевый мешок, *и т* — интегументальный тапетум, *ф м* — функционирующая мегаспора. Остальные обозначения, как на рис. 3 и 4. Масштабные линейки, мкм: *1*—*5* — 10, *6* — 50.

Семязачаток унитегмальный. **Интегумент** имеет дермальное происхождение. Сначала он 2-слойный (рис. 3, *4*, *5*; 4, *4*), но постепенно число слоев увеличивается, вероятно за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы. В сформированном семязачатке интегумент состоит из 5—6 (*R. luteum*) либо 6—7 (*R. schlippenbachii* — рис. 7, *3*) слоев, при этом часть клеток внутренней эпидермы специализируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Его дифференциация начинается в период мегаспорогенеза (рис. 6, *3*) и завершается к моменту формирования зародышевого мешка. Клетки, сначала изодиаметрические, постепенно вытягиваются в радиальном направлении и становятся таблитчатыми. Эндотелий со стороны рафе 1—2-слойный (рис. 6, *4*; 8, *2*). На ранних стадиях формирования он простирается вдоль всего нуцеллуса и захватывает нижнюю часть микропиле (рис. 6, *3*). По мере деструкции клеток нуцеллуса эндотелий начинает выделяться только вокруг яйцевого аппарата и центральной

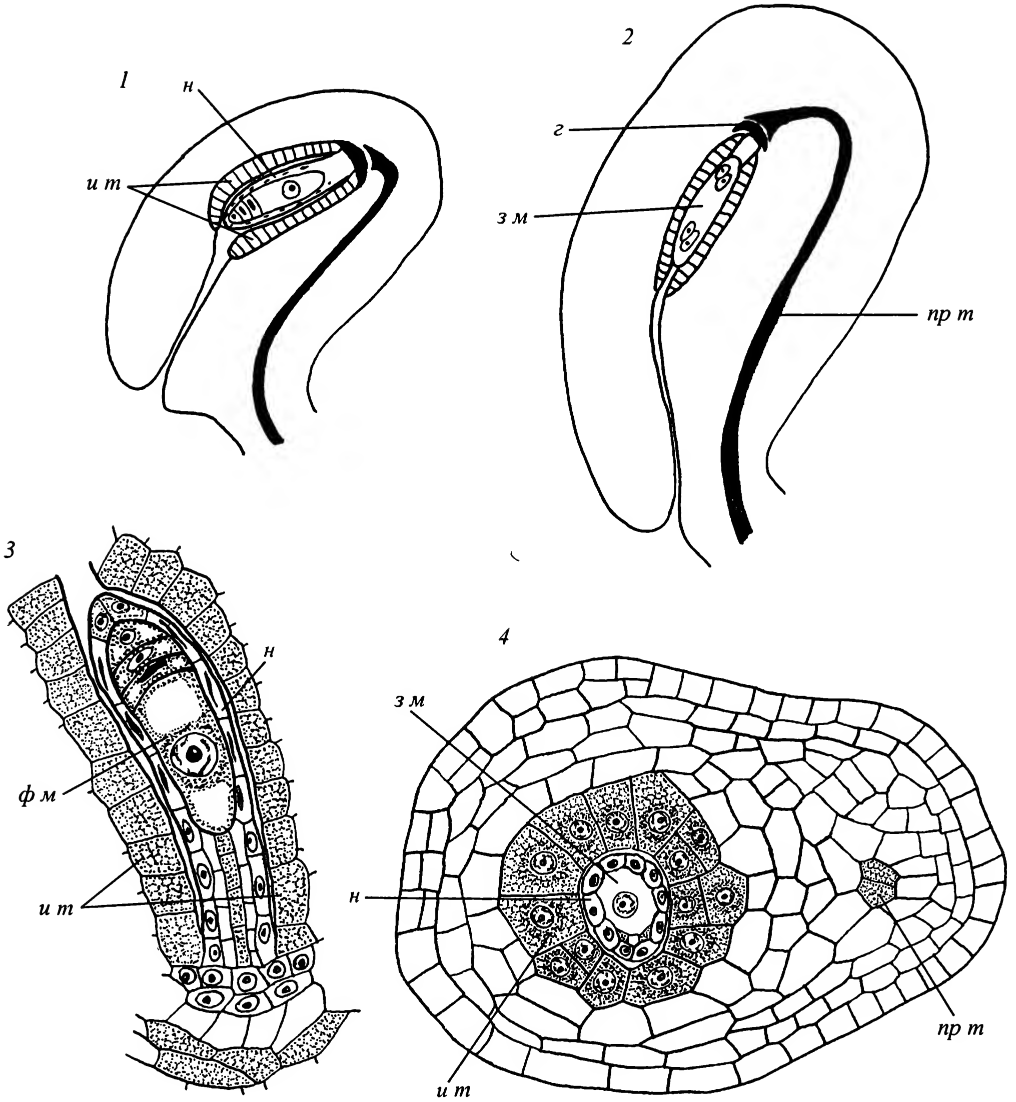


Рис. 6. Строение семязачатка *Rhododendron schlippenbachii* во время мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка.

1, *2* — схемы семязачатков на стадиях тетрады мегаспор (*1*) и 4-ядерного зародышевого мешка (*2*); *3*, *4* — фрагмент семязачатка на стадии тетрады мегаспор (*3*) и 2-ядерного зародышевого мешка (*4* — поперечный срез на уровне нижнего ядра 2-ядерного зародышевого мешка). *н* — нуцеллус. Остальные обозначения, как на рис. 3—5. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 20; *3*, *4* — 10.

клетки у *R. schlippenbachii* (рис. 7, *1, 2*). У *R. luteum* интегументальный тапетум дифференцируется вокруг всего зародышевого мешка и доходит до границы основания интегумента и гипостазы (рис. 5, *6*; 8, *1—3*). После оплодотворения эндотелий постепенно разрушается. Микропиле узкое, длинное, слегка изогнутое. Перед оплодотворением в тканях семязачатка, особенно интегументе и халазе, накапливается крахмал. Оболочки клеток наружной эпидермы интегументы; преобразующихся затем в экзотесту, начинают утолщаться, а в протопласте

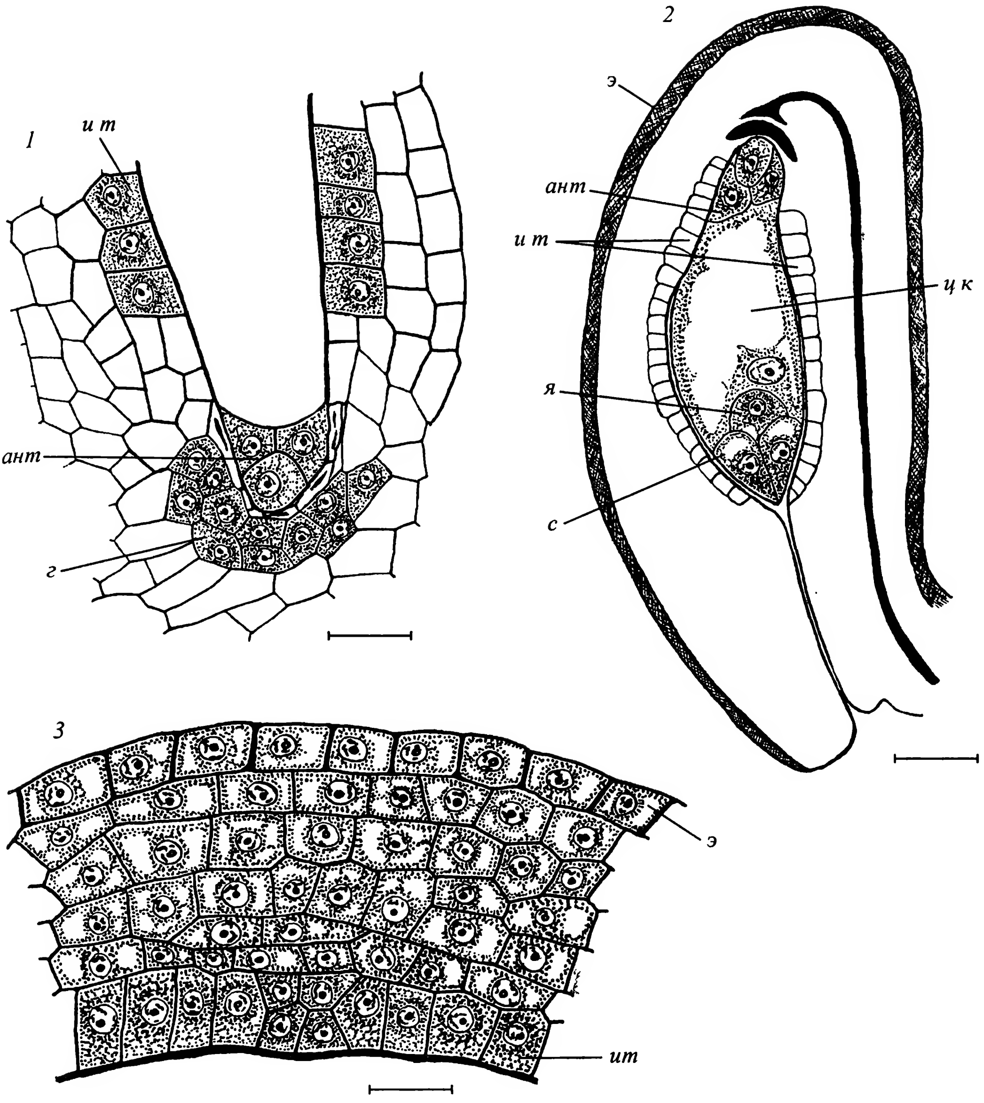


Рис. 7. Строение зрелого семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii*.

1 — схема геми-кампилотропного семязачатка, *2* — халазальная часть семязачатка, *3* — строение интегумента в средней части семязачатка. *ант* — антипода, *с* — синергида, *ц к* — центральная клетка, *э* — наружная эпидерма, *я* — яйцеклетка. Масштабная линейка — 10 мкм.

наряду с крахмалом появляется слизь полисахаридной природы (рис. 7, *1*; *3*; 8, *1, 2*).

Халаза составляет небольшую часть семязачатка, т.е. ее можно охарактеризовать как мезохалазу. **Гипостаза** является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументом и халазой. Ее инициация происходит с началом дифференциации примордия семязачатка (рис. 3, *3, 4*; 4, *4*). Формируется единый инициальный слой, и на стадии мегаспорогенеза гипостаза принимает форму диска. С началом мегаспорогенеза (*R. schlippenbachii* — рис. 3, *5*) или только во время формирования зародышевого мешка (*R. luteum* — рис. 5, *5*) ее клетки делятся и она становится

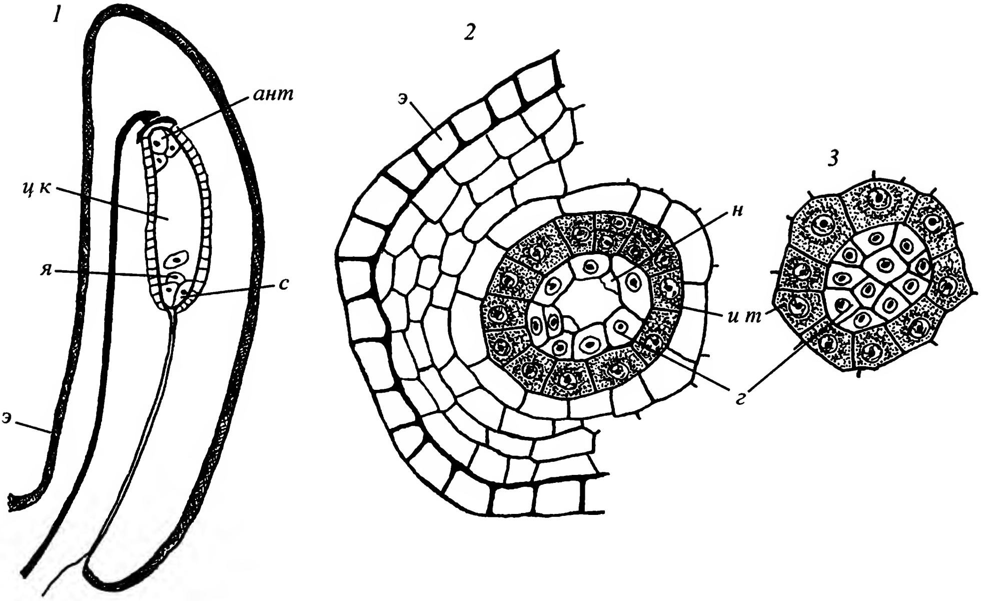


Рис. 8. Строение семязачатка перед оплодотворением у *Rhododendron luteum.*

1 — схема геми-кампилотропного семязачатка, *2, 3* — поперечные срезы семязачатка в основании интегумента и на уровне верхней (*2*) и нижней (*3*) частей гипостазы. Остальные обозначения, как на рис. 3—7. Масштабные линейки, мкм: *1* — 50; *2, 3* — 10.

2-слойной, принимая форму чаши, верхние края которой направлены в сторону эндотелия (рис. 5, *5*; 7, *2*; 8, *2, 3*). Таблитчатые клетки гипостазы ориентированы перпендикулярно продольной оси семязачатка. Для них характерны плотная цитоплазма и тонкостенные клеточные оболочки. В процессе развития семени клетки гипостазы разрушаются.

Археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок. В субэпидермальном слое примордия семязачатка дифференцируется одна (рис. 3, *1—3*) либо иногда 2 (рис. 4, *2*) археспориальные клетки, которые без отделения париетальных клеток преобразуются в мегаспороциты (рис. 3, *4—6*; 4, *3, 4*). В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор (рис. 5, *1—3*; 9, *1, 2*) . В оболочках клеток диады и вокруг мегаспор тетрад обнаруживается каллоза. Самой крупной мегаспорой тетрады является халазальная (рис. 5, *3*; 6, *3*), которая дает начало развитию зародышевого мешка по Polygonum-типу (рис. 5, *4, 5*; 6, *2*; 9, *2—6*). Зрелый зародышевый мешок состоит из 3 клеток яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антипод и центральной клетки с 2 полярными ядрами, которые сливаются до оплодотворения. Яйцеклетка занимает боковое положение относительно стенки зародышевого мешка и слегка вытянута. Синергиды имеют грушевидную форму и их ядра располагаются в средней части, а вакуоли — по полюсам. Клеточные стенки и цитоплазма в базальной части синергид интенсивно окрашиваются на полисахариды, что не позволяет идентифицировать нитчатый аппарат. Антиподы, располагающиеся в форме треугольника, меньше по размерам клеток яйцевого аппарата, содержат плотную цитоплазму и 1 ядро (рис. 7, *1*; 8, *1*; 9, *5, 6*). Они эфемерные и дегенерируют во время оплодотворения.

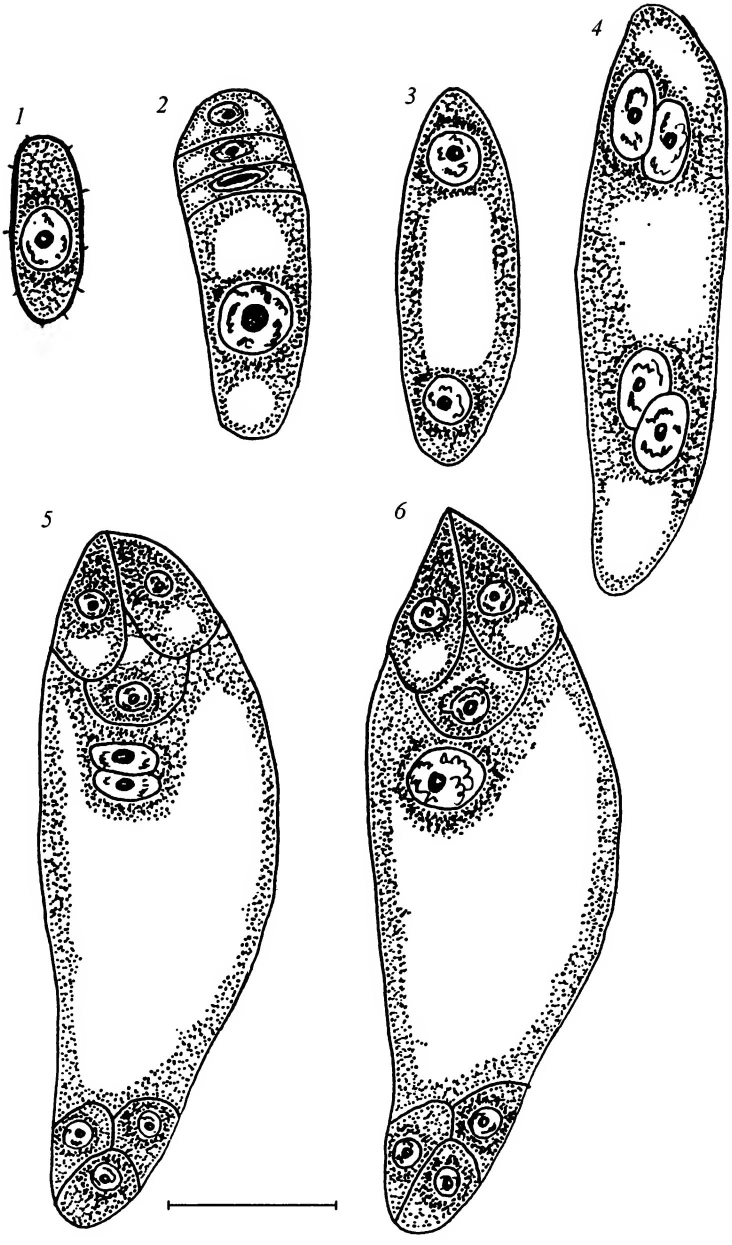


Рис. 9. Последовательные стадии мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка у *Rhododendron schlippenbachii.*

1 — мегаспороцит; *2* — тетрада мегаспор; *3* — 2-ядерный зародышевый мешок; *4* — 4-ядерный зародышевый мешок; *5* — сформированный зародышевый мешок, полярные ядра в контакте; *6* — зрелый зародышевый мешок, полярные ядра слились. Масштабная линейка — 20 мкм.

Обсуждение

Строение и развитие гинецея и семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* оставались до сих пор слабо изученными. Данные, полученные нами по генезису гинецея и семязачатка у этих видов (Анисимова и др., 2002; Anisimova et al., 2002; наст. иссл.), соответствуют эмбриологической характеристике сем. *Ericaceae* и вносят определенные дополнения и коррективы.

В литературе гинецей у многих видов рододендрона определяют как синкарпный (Пачулия, 1982; Palser et al., 1991). Наше исследование показало, что его строение у исследованных видов различается от основания завязи до рыльца. Гинецей возникает как паракарпный и таким его строение сохраняется вверху завязи. Однако в середине завязь становится ложно 5-гнездной за счет соприкосновения плацент, а в основании — 5-гнездной, как в синкарпном гинецее в результате постгенитального срастания плацент в центре. Рыльце (кроме самостоятельных лопастей, как в апокарпном гинецее) и столбик напоминают структуру одногнездного паракарпного гинецея. Подобное строение столбика, рыльца и завязи в средней части было описано также у некоторых видов *Rhododendron* (Palser et al., 1989, 1991).

У рододендронов описаны массивные плаценты и осевая плацентация (Creech, 1955; Palser et al., 1991), а в некоторых случаях в верхней части завязи она охарактеризована как париетальная (Palser et al., 1985). В нашем исследовании было выявлено, что семязачатки развиваются на плацентарных выростах разной морфологической природы. В верхней части (до границы со столбиком) плацентация париетальная, в средней — сутурально-угловая и в нижней — центрально-угловая.

В каждом гнезде завязи в зависимости от вида рододендрона закладывается разное число семязачатков: наименьшие значения обнаружены у *R. micranthum* (10—16), *R. sargentianum* (30), *R. quinquefolium* (40), *R. serpyllifolium* (45), *R. pentaphyllum* (48), *R. roxieanum* (64) (Palser et al., 1991). У *R. japonicum* и *R. mucronatum* в гнезде формируется от 50 и более семязачатков (Creech, 1955). Большее число семязачатков характерно для *R. brookeanum* (1050), *R. edgeworthii* (1080), *R. aurigeranum* (1100), *R. javanicum* (1400), *R. konori* (2100), *R. nuttallii* (2600), *R. leucogigas* (3100) (Palser et al., 1991). У исследованных нами видов на каждой плаценте развивается от 50 до 150 семязачатков, располагающихся в 4 ряда с небольшим смещением относительно друг друга. Следовательно, в одном гнезде завязи формируется от 100 до 300 семязачатков.

Для *R. catawbiense* (Якобсон, 1976), *R. williamsii* и *R. schlippenbachii* было указано, что семязачатки инициируются за счет периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты (Palser et al., 1989). Дальнейшее формирование примордия семязачатка не прослежено. Проведенное нами исследование показало, что его образованию предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В центре формирующегося примордия семязачатка происходит периклинальное деление крупной центральной субэпидермальной клетки: верхняя производная становится археспориальной клеткой, а нижняя клетка вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образует осевые ряды. Такой характер деления клеток плаценты позволяет диагностировать тип семязачатка и строение его нуцеллуса — наличие базальной области под археспорием. Следует отметить, что у *Vaccinium myrtillus* (этот вид относится также к сем. *Ericaceae*) (Anisimova, Shamrov, 2000; Анисимова и др., 2005), так же как и у *R. luteum* (наст. иссл.), инициация семязачатка происходит за счет периклинальных делений не одной, а трех субэпидермальных клеток плаценты. В отличие от *R. schlippenbachii* у указанных выше видов обнаружено образование потенциально многоклеточного археспория.

Нами прослежен генезис различных структур семязачатка. Сформированный семязачаток у исследованных нами видов является геми-кампилотропным, медионуцеллятным, унитегмальным и мехохалазальным (в соответствии с терминологией, предложенной И. И. Шамровым, 1999, 2002, 2007). Поскольку собственно фуникулус отсутствует, семязачаток является сессильным, или сидячим. Полученные нами результаты о строении и развитии семязачатка согласуются с литературными данными лишь относительно происхождения и строения интегумента, а также отсутствия собственно фуникулуса. Следует отметить, что короткий фуникулус обнаружен у видов секции *Vireya* (Palser et al., 1991). У *R. nuttallii* выявлены нарушения в морфогенезе. В этом случае возникает длинный фуникулус, который не срастается с интегументом (рафе не образуется), что приводит к формированию морфологического типа семязачатка, близкого к гемитропному (Palser et al., 1990). Что касается морфологического типа семязачатка и строения нуцеллуса, то считается, что семязачаток у рододендронов анатропный и тенуинуцеллятный (Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1991).

Часть внутренней эпидермы интегумента у видов рододендрона дифференцируется в эндотелий, окружающий бо́льшую часть зародышевого мешка. У разных видов этот слой выражен в разной степени. У изученных нами видов эндотелий не доходит до антипод (*R. schlippenbachii*) либо его нижняя граница проходит на уровне основания интегумента и гипостазы. Со стороны рафе он представлен 1—2 слоями, что было ранее отмечено у *R. hirsutum* (Palser et al., 1991).

Впервые для рода *Rhododendron* прослежен генезис гипостазы, инициация которой происходит с началом дифференциации примордия семязачатка. В сформированном семязачатке она имеет форму чаши и состоит из 2 слоев таблитчатых густоплазменных клеток. Ее клеточные стенки не лигнифицированы. Такой тип строения гипостазы, описанный также для некоторых рододендронов, когда ее клетки характеризуются более плотной цитоплазмой и интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками, было предложено называть как «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971). У *R. nuttallii* в клеточных оболочках гипостазы была обнаружена каллоза (Palser et al., 1991).

Как и у большинства видов сем. *Ericaceae* (Якобсон, 1983), археспорий у изученных видов *Rhododendron* одноклеточный. Изредка у *R. catawbiense*, *R. luteum*, *R. mucronulatum* формируются две археспориальные клетки (Якобсон, 1969, 1976; наст. иссл.). У *R. canadense* на ранних стадиях выявлено до 7 археспориальных клеток, из которых функциональной всегда становится ближайшая к вершине семязачатка (Bell, Burchill, 1955). В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор. Самой крупной мегаспорой тетрады является халазальная, из которой по Polygonum-типу формируется зародышевый мешок. Полученные данные согласуются с имеющимися данными по другим видам рододендрона (Кондратович, Якобсон, 1968; Якобсон, 1969, 1976; Palser et al., 1991; Williams et al., 1991). Как и у ряда других изученных видов рода *Rhododendron*, антиподы в зрелом зародышем мешке (их число составляет 3) небольших размеров. Полярные ядра сливаются до, иногда во время оплодотворения (Якобсон, 1969, 1976). В синергидах описан нитчатый аппарат, выраженный не одинаково у разных видов (Palser et al., 1991). У *R. luteum* и *R. schlippenbachii* нитчатый аппарат в синергидах нами не был обнаружен.

В развитии гинецея и семязачатка выявлены нарушения. У исследованных нами видов наблюдалось недоразвитие одной, а иногда и двух плацент, что приводило к изменению формы завязи на поперечном срезе из округлой в продолговатую и к формированию в основании завязи гнезд разной величины. Таким образом, выявляется тенденция к стерилизации одной или двух плацент, соответственно одного или двух плодолистиков. С другой стороны, возможна не только редукция числа плодолистиков до 4 или 3, но и увеличение их числа до 6—7 и более. В пользу подобного предположения свидетельствуют многочисленные литературные данные по сем. *Ericaceae*. У *R. boothii* описано формирование 5—6, *R. chrysodoron* — 6 (Macqueen Cowan, Davidian, 1948), *R. moulmainense* — 6, *R. fulvum* — 7 плацент (Palser et al., 1985) и соответственно 5, 6 и 7 плодолистиков. Четырехчленный план строения цветка является вполне типичным для видов *Ledum* и *Dabecia*. У *Sympieza* цветки двучленные, у *Cladothamnus* — трехчленные, а у *Bejaria* — семичленные (Кожевников, 1981). У *Vaccinium vitis-idaea* (Anisimova, 2006) в норме завязь 4-гнездная, однако выявлены случаи формирования 3—5—6-гнездных завязей. У *R. luteum* нами были выявлены случаи полного срастания всех пяти плодолистиков с образованием синкарпной завязи.

У некоторых видов рододендрона обнаружены так называемые «двойные» семязачатки. В таких семязачатках формировались два зародышевых мешка, разделенные одним или несколькими слоями клеток интегумента. У *R. yunnanense* в одном из семязачатков было два нуцеллуса, разделенных интегументом обычного строения (Palser et al., 1991).

У *R. quadrasianum, R. brookeanum, R. laetum, R. phaeopeplum, R. santapaui, R. campylogynum, R. indicum, R. pulchrum, R. schlippenbachii, R. camtschaticum, R. viscosum* некоторые семязачатки остаются прямыми или немного изогнутыми. Такие семязачатки обычно имеют длинный фуникулус; иногда не формируется микропиле. Зародышевый мешок в них обычно дегенерирует, однако в ряде случаев наблюдались зрелые зародышевые мешки нормального строения (Palser et al., 1991).

В заключение хотели бы обсудить некоторые эмбриологические аспекты изученных нами видов *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum*. Наиболее подробно эти виды были изучены в условиях интродукции (ботанические сады СПбГЛА и БИН РАН). Материал из Приморского края касался в основном развития и строения гинецея и семязачатка в периоды мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка. Проведенный анализ свидетельствует о том, что основные процессы морфогенеза гинецея и семязачатка протекают одинаково. В обоих вариантах исследования обнаружены и сходные нарушения в развитии.

Отметим некоторые черты различия между исследованными видами. Виды вступают в состояние зимнего покоя на разных фазах строения мужских и женских эмбриональных структур. У *R. schlippenbachii* пыльники находятся на стадии сильно вакуолизированных микроспор с положением ядер в центре тетрады, а у *R. luteum* ядра располагаются по периферии тетрады (в состоянии перед делением). У первого вида семязачатки достигают стадии формирования функциональной мегаспоры или 2-ядерного зародышевого мешка, а у второго — стадии мегаспороцита перед мейозом. Вследствие этого для *R. schlippenbachii* при нестабильных условиях произрастания характерны в большей степени нарушения в развитии пыльника. Укажем также на особенности пространственно-временнóй координации в развитии отдельных структур. У *R. schlippenbachii* происходят более раннее становление 2-слойной гипостазы (с началом мегаспорогенеза, а у *R. luteum* — во время формированием зародышевого мешка) и изгибание продольной оси, с последующим формированием геми-кампилотропного семязачатка (на стадии тетрады мегаспор, а у *R. luteum* — на стадии 2-, 4-ядерного зародышевого мешка). Кроме того, у *R. luteum* отмечены случаи дифференциации двух археспориальных клеток, выявлены специфические признаки в строении рыльца (формируется структура, подобная гиностегию) и эндотелия (у *R. luteum* нижняя граница эндотелия — на уровне основания интегумента и гипостазы, а у *R. schlippenbachii* эндотелий заканчивается на уровне нижней границы центральной клетки и не доходит до антипод).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Г. М. Анисимовой и С. Г. Сахаровой за помощь и консультации, Г. А. Фирсову, А. В. Холоповой, Т. Э. Потапович и С. В. Шевчуку за предоставленную возможность работать с коллекцией рододендронов. Кроме того, очень признательны А. А. Торшиловой, М. Н. Колдаевой, И. М. Кокшеевой и С. В. Нестеровой за сбор материала в Приморском крае.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ (проект № НШ-2096.2008.4) и программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального природопользования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М., Бабро А. А., Шамров И. И., Сахарова С. Г. Эмбриология *Rhododendron schlippenbachii* и *R. japonicum* (*Ericaceae*), интродуцированных в ботанических садах Санкт-Петербурга // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 122.

Анисимова Г. М., Шамров И. И., Яковлева О. В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1499—1516.

Волгин С. А., Тихомиров В. Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 63—74.

Кожевников Ю. П. Семейство вересковые (*Ericaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. С. 88—95.

Кондратович Р. Я., Якобсон Л. Я. Формирование генеративных органов и семеношение некоторых видов *Rhododendron* L. // Уч. зап. «Вопросы физиологии растений». 1968. Т. 109. С. 5—14.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Пачулия К. Г. Особенности строения и развития цветков некоторых видов рододендронов // Тр. Сухум. Бот. сада. 1982. Вып. 27. С. 30—45.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana (Brassicaceae)* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 945—964.

Якобсон Л. Я. Цито-эмбриологические исследования некоторых видов рододендрона (*Rhododendron* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1969. 16 с.

Якобсон Л. Я. Эмбриологические исследования рододендронов // Изв. Акад. наук Латвийской ССР. № 11. 1976. С. 84—96.

Якобсон Л. Я. Семейство *Ericaceae*. Подсемейства *Rhododendroideae*, *Ericoideae*, *Vaccinioideae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л., 1983. С. 202—206.

Anisimova G. Embryology of *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) // Abstr. XIXth Int. Congr. on sexual plant reproduction. Budapest, 2006. P. 114.

Anisimova G., Babro A., Shamrov I., Saharova S. Ovule development and structure in cultivated bush *Rhododendron schlippenbachii* (*Ericaceae*)// Abstr. XVIIth Int. Congr. on sexual plant reproduction. Lublin, 2002. P. 26.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2000a. Vol.42. N 1. P. 47—54.

Bell H. P., Burchill J. Winter resting stages of certain *Ericaceae* // Can. J. Bot. 1955. Vol. 33. N 6. P. 547—561.

Creech J. L. An embryological study in the *Rhododendron* subgenus *Anthodendron* Endl. // Bot. Gaz. 1955. Vol. 116. N 3. P. 234—243.

Macqueen Cowan J., Davidian H. H. A review of rhododendrons in their series. II. The *Boothii, Glaucum, Lepidotum* alliance // The Rhododendron year book. 1948. N 3. P. 51—111.

Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Embryology of *Rhododendron.* Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R. yunnanense* // J. Indian Bot. Sci. 1971. Vol. 50A. P. 172—188.

Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. The ovary, ovule and magagametophyte in *Rhododendron* // Notes Royal Bot. Garden Edinburgh. 1985. Vol. 43. P. 133—160.

Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Characteristics of ovary, ovule and mature megagametophyte in *Rhododendron* L. (*Ericaceae*) and their taxonomic significance // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. N 2. P. 289—390.

Palser B. F., Rouse J. L., Williams E. G. Coordinated timetables for megagametophyte development and pollen tube growth in *Rhododendron nuttallii* from anthesis to early postfertilization // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 8. P. 1167—1202.

Palser B. F., Rouse J. L., Williams E. G. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (*Ericaceae*) // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 1. P. 73—87.

Williams E. G., Rouse J. L., Kaul V., Knox R. B. Reproductive timetable for the tropical *Vireya rhododendron, R. macgregoriae* // Sex. Plant Reprod. 1991. Vol. 4. N 3. P. 155—165.

SUMMARY

In *Rhododendron luteum* and *R. schlippenbachii* the gynoeceum arises as paracarpous. That structure remains only at the top of the ovary and in style. Stigma lobes are free, as in apocarpous gynoecium. In the middle part of the ovary there is a touching of placentae. At the bottom the ovary becomes 5-celled, as in syncarpous gynoecium. Cell divisions at apical part of the placentary outgrowth are proceeded to ovule formation. Large central subepidermal cell divides periclinally in the middle of the emerging ovular primordium. Upper derivative transforms into archesporial cell, and lower one together with cells of the third layer of the placenta form axial cell rows. The ovules are hemi-campylotropous, medionucellate, unitegmic, mesochalazal and sessile. The chalazal zone of the nucellus is transformed into postamentopodium. The integument is of dermal origin, with typical endothelium. The ovule has a hypostase, which is initiated with beginning of ovular primordium differentiation. It is a cup-shaped in the mature ovule and consists of two layers. Their cell walls are not lignified, but they are intensively painted. Hypostase is destroyed during seed development. Species studied are characterized by mainly one-celled archesporium, linear megaspore tetrad and embryo sac of Polygonum-type. Some abnormalities are observed during gynoecium development: placentae retardation, full fusing of all 5 carpells resulting on syncarpous ovary.

УДК 582.998 (571.6)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© Э. В. Бойко

СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *BIDENS* (*ASTERACEAE*)

E. V. BOYKO. STRUCTURE OF THE ACHENES OF THE FAR EASTERN SPECIES OF *BIDENS* (*ASTERACEAE*)

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: boyachen@mail.ru

Поступила 04.10.2006
Окончательный вариант получен 24.03.2008

Исследованы морфология, анатомия и микроскульптура (сканирующий электронный микроскоп) поверхности семянок 6 дальневосточных видов рода *Bidens* L. (*Asteraceae*, триба *Heliantheae*). Строение перикарпия и тесты *Bidens frondosa* изучено с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Установлено, что слой темноокрашенного твердого вещества (фитомелан), расположенный между гиподермой и склеренхимой, состоит из кристаллов. Скульптура поверхности семянок некоторых видов *Bidens* является отражением контура фитомелана, расположенного под гиподермой. Такой тип поверхности мы назвали «хелиантоидный», по названию трибы *Heliantheae*, к которой относится род *Bidens*. Складчатость наружной поверхности клеток экзокарпия обусловлена выростами их наружных периклинальных стенок. Теста состоит из хорошо выраженных слоев экзотесты, мезотесты и интегументального тапетума. Стенки клеток экзотесты и интегументального тапетума различным образом утолщены. Обсуждается значение признаков микроскульптуры поверхности семянок для таксономии рода.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Heliantheae*, *Bidens*, карпология, морфология, анатомия, микроскульптура, фитомелан, кристаллы, теста.

Bidens L. (*Asteraceae,* триба *Heliantheae* Cass.) — широко распространенный род с наибольшим количеством видов в Африке, Америке, Полинезии. По данным E. Sherff (1937), род объединяет около 240 видов и разделен на 14 секций. В сводке «Сосудистые растения...» (Баркалов, 1992: 30—36) на Дальнем Востоке России род *Bidens* представлен 7 видами из двух секций (см. таблицу), которые произрастают в основном в Приморье и Приамурье. Эти же виды, за исключением *B. kamtschatica* и *B. frondosa*, произрастают в Сибири (Ломоносова, 1997).

Одним из важных признаков, используемых для характеристики и определения видов *Bidens*, является строение семянок. Данные о строении плодов видов этого рода имеются в работе M. Lhotska (1968) — *B. cernuus, B. connatus, B. frondosus, B. radiatus, B. tripartitus* (приводится оригинальное написание автора). Lhotska использовала признаки строения плодов для выяснения способа их распространения и прорастания. A. Saenz (1981) при исследовании анатомии и морфологии плодов трибы *Heliantheae* приводит строение семянки *B. laevis* (L.) B. S. P.

Нами исследовалось строение семянок дальневосточных видов *Bidens* с целью выявления дополнительных диагностических видовых признаков и выяснения строения темноокрашенного слоя в перикарпии семянок.

Материал и методика

Растения для гербария и образцы семянок собраны автором и сотрудниками Лаборатории хемотаксономии Тихоокеанского института биоорганической химии (ТИБОХ ДВО РАН) в различных районах Дальнего Востока России.

Морфологическое строение семянок дальневосточных видов рода *Bidens*

Вид	Секция	Размеры, мм		Цвет зрелых семянок	Форма (продольная и поперечная)	Скульптура поверхности		Ребра		Ости	
		длина	ширина			данные СЭМ	опушение	форма	щетинки	количество	длина, мм
B. parviflora Willd.	*Psilocarpaea* DC.	18—20	0.8—1.1	Темно-серые или черные, матовые	Линейные, 4-гранные, более или менее сжатые	Хелиантоидная	Голые или с единичными простыми волосками	Ровные	Отсутствуют	2	3—4(5)
B. cernua L.	*Bidens*	3.5—5.5	(1.5) 2 (2.5)	Темно-бордовые, блестящие	Клиновидные, ромбические, сжатые с боков	Длиннобороздчатая, НПС выпуклые, с хлопьями воска	То же	Волнистые	Редкие, обращены вниз	4	2.5—3
B. radiata Thuill.		3—4.2 (5)	(1.2) 1.5—2.5	От оливково-желтых до коричневых	Ширококлиновидные, ромбические, сжатые с боков	Бороздчатая, НПС складчатые	Голые или с железистыми волосками	Волнисто-бугорчатые	Частые, обращены вниз	2(3)	2—3.5
B. maximowicziana Oetting.		4—5	1.5—1.8	Черные, ребра соломенно-желтые	Клиновидные, ромбические, сжатые с боков	Хелиантоидная	Голые	Волнистые	Обращены вниз	2	2.2—3.2
B. kamtschatica Vass. (по лит. данным)		4.5—5	1.5	Темно-пурпурные	То же	Нет данных	Голые или с единичными простыми волосками	Узкие	»	2	1—2
B. tripartita L.		7—11	1.5—2.5	От темно-оливковых до коричневых	» »	Вогнуто-длиннобороздчатая, НПС гладкие	Голые	То же	Светлые, крепкие, редкие, обращены вниз	2 (3)	(2.5) 3.8 (5)
B. frondosa L.		(5)6—9	2.5—3.5	От оливковых до коричневых	Продолговато-клиновидные, ромбические, сжатые с боков	Равноячеистая, НПС складчатые	Густоопушенные простыми волосками длиной более 0.1 мм	Слабоволнистые	Отсутствуют	2	2.5—3.5

Примечание. НПС – наружные периклинальные стенки клеток экзокарпия.

Исследованные образцы: *Bidens cernua*: Приморский край, Шкотовский р-н, долина р. Артемовки, 24.09.1975, Горовой П.; *B. frondosa*: Приморский край, Черниговский р-н, с. Буянки, 03.09.1967, Левенец Л.; Приморский крый, Хасанский р-н, пос. Андреевка, 07.10.2003, Бойко Э.; *B. maximowicziana*: Приморский край, Хорольский р-н, южный берег оз. Ханка к северу от с. Сиваковка, 09.09.1926, Мельвиль Г.; *B. parviflora*: Приморский край, Партизанский р-н, на известковых скалах у с. Екатериновка, 23.09.1965, Горовой П., Бойко Э.; *B radiata*: Сахалинская обл., о-в Итуруп, пос. Буревестник, 15.09.1975, Бойко Э.; *B. tripartita*: Приморский край, пос. Пластун, 01.10.1974, Гриценко П.; *B. kamtschatica* не исследован из-за отсутствия семянок.

Коллекция семянок хранится в Лаборатории хемотаксономии ТИБОХ ДВО РАН.

Краевые и центральные семянки, включая их ости, часто различаются в пределах одной корзинки, потому для исследования нами брались пять зрелых семянок каждого вида из средней части корзинки. Фотографии выполнены на участках в средней части семянки.

Для изучения анатомического строения семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1 : 1 : 1). Поперечные срезы сделаны безопасной бритвой из средней части семянок. Срезы заключались в глицерин-желатин. Исследования поверхности семянок проводились на сканирующем электронном микроскопе JSM-US. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) исследовали строение перикарпия и семенной кожуры *B. frondosa.* Семянки собраны в фазе начала созревания, когда плодовая оболочка приобрела окраску, близкую к окраске зрелой семянки (зеленовато-коричневая), зафиксированы по общепринятой методике и залиты в смесь эпона и аралдита. Приготовление ультратонких срезов и исследования на ТЭМ проводились с помощью сотрудника лаборатории анатомии и морфологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН О. В. Яковлевой.

Результаты и обсуждение

Морфологическое строение семянок

Семянки представителей рода *Bidens* в основном клиновидные (виды секции *Bidens*) или продолговато-линейные (виды секции *Psilocarpaea*), 3—4-гранные или сжатые до плоских (в сечении квадратные или уплощённо-ромбические), от черных до оливково-желтых. Размер семянок от 3 (*B. radiata*) до 20 (*B. parviflora*) мм дл., от 1 до 3.5 мм шир. Ребра семянок обычно отчетливо, реже слабо выражены. Хохолок из 2—4 шиповатых остей, с обращенными вниз щетинками. У большинства видов щетинки, подобные щетинкам остей, продолжаются на ребрах. У *B. frondosa* и *B. parviflora* щетинки не выходят за пределы остей.

Гетерокарпия выражается в размерах, форме и бугорчатости поверхности краевых и центральных семянок. У видов *B. parviflora*, *B. tripartita, B. frondosa* центральные семянки длиннее краевых. У *B. maximowicziana* и *B. radiata* — центральные семянки короче краевых. На поперечном срезе центральные семянки ромбические, краевые треугольные (исключая *B. parviflora*). Поверхность краевых семянок морщинисто-бугорчатая, центральных — чаще сглаженная или слабо морщинистая.

Семянки голые (*B. tripartita, B. maximowicziana*), с единичными простыми (*B. parviflora, B. cernua*) или железистыми волосками (*B. radiata*). Наиболее густо опушены простыми волосками семянки *B. frondosa*. Простое опушение состоит из типичных для сложноцветных сдвоенных волосков. Две апикальные клетки такого волоска соединены или по всей длине, кроме самой вершины (*B. parviflora*), или только у основания и одна из клеток значительно короче другой (*B. frondosa*). Железистые волоски соответствуют широко распространенному у сложноцветных типу — 2-рядному головчатому волоску. Из 10 клеток волоска одна пара образует его основание, одна пара — ножку и 3 пары — секреторные клетки головки.

Основной структурной единицей поверхности семянок *Bidens* является клетка экзокарпия с деталями строения наружной периклинальной и антиклинальных стенок, микрорельефом кутикулы, которые в комплексе создают общий рельеф поверхности семянки. Однако на характер микроскульптуры семянок некоторых видов *Bidens* существенное влияние оказывает слой твердого темноокрашенного вещества, называемого фитомеланом, расположенный между гиподермой и склеренхимой. В этом случае границы клеток экзокарпия плохо выражены, а скульптура поверхности принимает характерный ямчато-бугорчатый вид. Такой тип поверхности мы назвали хелиантоидный, когда поверхность семянки является отражением скульптуры наружной поверхности слоя твердого темноокрашенного вещества, расположенного под гиподермой. Этот тип поверхности характерен для большинства темноокрашенных семянок трибы *Heliantheae* и назван нами по названию трибы.

У видов *B. parviflora* и *B. maximowicziana* поверхность семянок хелиантоидная (табл. I, *4*, *5*), антиклинальные стенки клеток экзокарпия мало заметны. У *B. cernua, B. tripartita, B. radiata* клетки экзокарпия вытянуты вдоль оси семянки (табл. I, *2, 3, 6*), у *B. frondosa* — почти изодиаметрические (табл. I, *1*). У видов *B. frondosa* и *B. radiata* поверхность клеток экзокарпия складчатая.

Некоторые морфологические признаки семянок исследованных видов приведены в таблице.

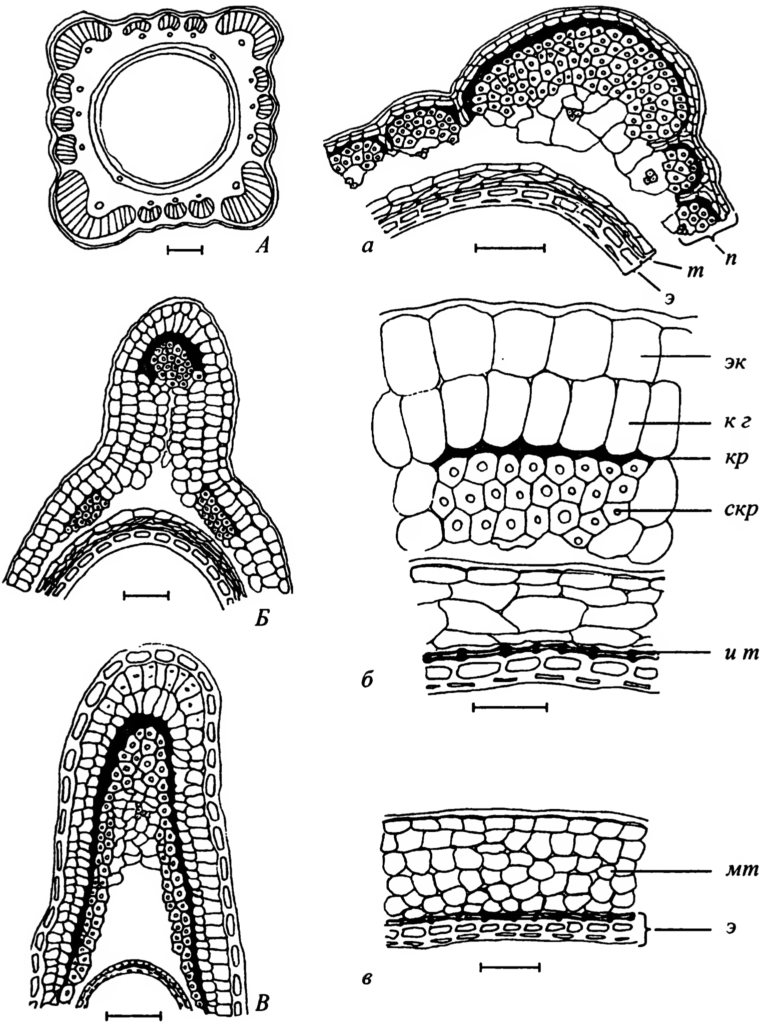
Анатомическое строение семянок

Для уточнения микроскульптуры поверхности семянок нами с помощью светового микроскопа исследовано анатомическое строение перикарпия и тесты 6 видов *Bidens*.

Перикарпий обычно подразделяется на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий и эндокарпий развиваются из внешнего и внутреннего эпидермиса завязи соответственно. Однако в зрелых плодах эндокарпий не выражен. Внутренняя зона перикарпия состоит из однообразных по строению паренхимных клеток, которые не различаются по форме и степени утолщенности стенок. Нами не обнаружено разрушенных клеток среди облитерированных клеток внутренней зоны перикарпия. Клетки деформированы, их полости слабо выражены, стенки тонкие, хорошо сохраняются.

Анатомическое строение перикарпия на поперечном срезе семянки у исследованных видов *Bidens* в основных чертах сходно. Перикарпий представлен пятью хорошо заметными слоями: однорядный экзокарпий, гиподерма из 1—2 рядов радиально удлиненных тонкостенных клеток до 25 мкм дл., зона фитомелана, склеренхимная ткань, внутренняя зона из 1—2 (3) рядов паренхимных клеток.

Клетки экзокарпия округлые или слегка тангенциально вытянуты. Они имеют утолщенные наружные периклинальные и относительно тонкие внутренние периклинальные и антиклинальные клеточные стенки. В различных частях семянки наружные периклинальные стенки клеток могут быть вогнутыми или выпуклыми.



Поперечный срез семянок видов *Bidens*.

А, *а* — *B. parviflora*; *Б*, *б* — *B. cernua*; *В*, *в* — *B. frondosa*. *А* — схема поперечного среза семянки. *а*, *Б*, *В* — фрагменты анатомического строения семянки в области бокового ребра; *б* — фрагмент строения плоской стороны семянки; *в* — фрагмент строения тесты и эндосперма. Условные обозначения: *и т* — интегументальный тапетум, *к г* — клетки гиподермы, *кр* — кристаллы, *мт* — мезотеста, *п* — перикарпий, *скр* — склеренхима, *т* — теста, э — эндосперм, *эк* — экзокарпий. Масштабные линейки, мкм: *А*, *В* — 100; *а*, *Б* — 50; *б*, *в* — 20.

У большинства видов клетки экзокарпия мельче, чем гиподермальные. Исключением являются семянки *B. parviflora*, у которых эпидермальные и гиподермальные клетки одинаковые по размеру и в зрелых плодах облитерированы.

Кутикула хорошо выражена, гладкая. Складки на поверхности клеток экзокарпия видов *B. frondosa* и, вероятно, *B. radiata* образованы не складками кутикулы, а выростами наружных периклинальных стенок клеток экзокарпия (табл. II, *1*, *2*).

Гиподерма у большинства видов хорошо выражена. Гиподермальные клетки радиально удлиненные (до 30 мкм), их стенки прямые или волнистые, неравномерно слабо утолщенные. Неравномерность утолщения стенок наиболее выражена у клеток, расположенных в крупных ребрах.

Склеренхимная ткань — в округлых (*B. cernua,* см. рисунок, *Б*) или подковообразных тяжах (*B. parviflora,* см. рисунок, *А*, *а*) или сплошным кольцом (*B. radiata, B. frondosa,* см. рисунок, *В*). Количество рядов склеренхимных клеток от 1 (*B. radiata)* до 7 (*B. parviflora*). Слой фитомелана тонкий (1—2 мкм), находится только между гиподермой и склеренхимой, поэтому при расположении склеренхимных клеток в тяжах он также не образует сплошного слоя. При неполной зрелости семянок фитомелан располагается на отдельных участках, что проявляется в крапчатой или пятнистой окраске семянок. Паренхимные клетки могут находиться между тяжами склеренхимы, во внутреннем пространстве подковообразных тяжей или по всей внутренней поверхности перикарпия. У большинства исследованных семянок часть паренхимных клеток облитерирована.

Семенная кожура (теста) хорошо сохраняется до полного созревания семянок (см. рисунок, *в*). Наружные стенки клеток экзотесты утолщены. Клетки экзо- и мезотесты в области ребер и воздушных полостей перикарпия крупные. В местах плотного прилегания перикарпия и семенной кожуры клетки облитерированы, при этом сохраняется клеточная структура, хотя клетки деформируются. Количество рядов клеток мезотесты от 2 (*B. parviflora*) до 5 (*B. frondosa).* Интегументальный тапетум состоит из сжатых, тангенциально удлиненных клеток с равномерно утолщенными стенками коричневого цвета и щелевидными полостями.

Подобное расположение тканей в перикарпии приводят для четырех индийских видов *Bidens* K. Pandey и A. Jha (1992). Однако эти авторы у исследованных ими видов отмечают малорядность семенной кожуры (1—2, редко 3 ряда тонкостенных клеток); наличие эндотелия не отмечено. P. K. Deshpande (1964) при изучении развития семянки *Bidens biternata* (Lour.) Merr. and Sherff. указывает, что теста в зрелой семянке состоит из эпидермы и ряда гиподермальных клеток.

Эндосперм у исследованных нами видов однообразный. Он представлен двумя упорядоченно расположенными рядами клеток. Наружный ряд клеток имеет утолщенные стенки, крупные полости. Клетки внутреннего ряда мелкие, тонкостенные, с полостью в виде узкой щели.

Ультраструктура перикарпия *Bidens frondosa*

Для выяснения строения темноокрашенного слоя в перикарпии семянок и для уточнения деталей анатомического строения перикарпия и тесты нами исследованы поперечные срезы семянки *Bidens frondosa* в ее средней части с помощью ТЭМ.

Клетки экзокарпия тангенциально удлиненные, с сильно утолщенной (до 6 мкм) наружной периклинальной стенкой (табл. II, *1*). На поверхности клеток экзокарпия находятся выросты, которые образованы клеточной стенкой и покрыты толстой (1.1—1.2 мкм) кутикулой. Эти выросты образуют на поверхности клетки многочисленные (8—12) складки, вытянутые вдоль оси семянки. Высота выростов до 3.5 мкм (табл. II, *2*). Внутренние периклинальные стенки утолщены незначительно. Антиклинальные стенки тонкие, петлевидно сжатые. В клетках находится небольшое количество хлопьевидного содержимого. Гиподерма состоит из 1—2 рядов радиально вытянутых, хорошо оформленных клеток. Незначительное неравномерное утолщение стенок предполагает гидроцитную деятельность этих клеток. Склеренхима представлена двумя рядами клеток с равномерно утолщенными стенками, которые пронизаны поровыми каналами (табл. II, *3*). Темноокрашенное вещество, расположенное в межклеточных пространствах между гиподермой и слоем склеренхимы, образовано кристаллами.

Кристаллы темного цвета, упорядоченно расположены, их длина варьирует от 0.5 до 1.5 мкм, ширина постоянная — 0.2 мкм (табл. II, *4*). Под склеренхимой находятся 2—3 ряда тонкостенных паренхимных клеток (табл. II, *5*). Бóльшая часть паренхимных клеток облитерирована. Разрушенных клеток не обнаружено. Клетки эндокарпия по форме не отличаются от паренхимных клеток мезокарпия.

Эпидермальные клетки семенной кожуры тангенциально удлиненные, их антиклинальные и внутренние периклинальные стенки тонкие, наружные периклинальные стенки слабо утолщены (табл. II, *5*), покрыты хорошо выраженной кутикулой 0.55—0.66 мкм толщ. (табл. II, *6*). Клетки мезотесты тонкостенные. Внутренние ряды клеток тесты и эндосперм нами не исследованы.

Выводы

Семянки *Bidens tripartita, B. radiata, B. maximowicziana* различаются размерами, формой, цветом, опушением, но эти признаки варьируют и при диагностике видов могут использоваться только в совокупности с макроморфологическими признаками.

По морфологии семянок хорошо различаются: *Bidens parviflora* — с почти черными, четырехгранными, линейными семянками; *B. frondosa* — уплощенно-клиновидная форма семянки подобна форме большинства видов, однако в отличие от других видов на ребрах отсутствуют щетинки; многочисленные волоски, расположенные на ребрах и плоских поверхностях семянок, направлены вверх. Наиболее характерный признак семянок *B. cernua* — наличие 4 одинаковых по размеру остей.

Предположение о гибридогенном происхождении *Bidens radiata* (*B. cernua* × *B. tripartita*) не подтверждается данными изучения скульптуры поверхности: поверхность клеток экзокарпия *B. tripartita* и *B. cernua* гладкая, а у *Bidens radiata* мелкоскладчатая.

Микроскульптура поверхности семянок не имеет признаков, характерных для секции, но на видовом уровне является важным таксономическим признаком.

Слой твердого темноокрашенного вещества (фитомелан), находящийся между гиподермой и склеренхимой перикарпия, состоит из упорядоченно расположенных кристаллов. У видов с темноокрашенными семянками микроскульптура их поверхности определяется слоем кристаллов. Такой тип поверхности характерен для большинства зрелых семянок представителей трибы *Heliatheae* и назван нами по названию трибы — хелиантоидный.

Складчатость поверхности клеток экзокарпия обусловлена выростами их наружных периклинальных стенок.

Семенная кожура у всех исследованных видов хорошо сохраняется до полного созревания семянок. Наиболее хорошо выражены клетки экзотесты. Часть клеток мезотесты облитерирована. Интегументальный тапетум состоит из сжатых, тангенциально удлиненных клеток с равномерно утолщенными стенками коричневого цвета.

Эндосперм плотно прилегает к тесте. Клетки наружного ряда эндосперма крупные, тангенциально удлиненные, с утолщенными стенками. Внутренний ряд состоит из мелких, сжатых клеток.

Благодарности

Автор выражает благодарность О. В. Яковлевой за помощь в работе на ТЭМ и П. Г. Горовому за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Дальневосточного отделения РАН (проект № 06-04-96020) и совместного проекта Дальневосточного и Сибирского отделений РАН (проект № 06-II-СО-05-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Род Череда — *Bidens* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. СПб., 1992. Т. 6. С. 30—36.

Ломоносова М. Н. Bidens L. — Череда / Под ред. И. М. Красноборова. Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 61—63.

Deshpande P. K. A contribution to the embryology of *Bidens biternata* (Lour.) Merr. and Sherff. (= *Bidens pilosa* Linn.) // Indian Bot. Soc. 1964. Vol. 43. P. 149—157.

Lhotska M. Karpologie, und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens* // Rozpravy CSAV, ser. math.-natur. 1968. Bd 78. N 10. S. 1—85.

Pandey A. K., Jha A. Achene anatomy in *Coreopsidinae* (*Heliantheae-Compositae*) and its systematic implications // Rheedea. 1992. Vol. 2. N 1. P. 19—26.

Saenz A. A. Anatomia y morfologia de frutos de *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Darviniana. 1981. Vol. 23. N 1. P. 37—117.

Sherff E. E. The genus *Bidens* // Field Mus. Nat. Hist., Bot. 1937. Vol. 16. N 1—2. 709 p.

SUMMARY

The morphology, anatomy and microsculpture (using scanning electron microscopy) of achene surface of six Far Eastern species of the *Bidens* (tribe *Heliantheae*) have been studied. The pericarp and testa structure of *Bidens frondosa* has been examined using a transmission electron microscope. It has been determined that the layer of phaeic solid substance (phytomelanin or carbonized layer) located in the pericarp between hypoderm and sclerenchyma, consists of crystals. The folds on the cell surface of exocarp are outgrowths of their external periclinal wall. All layers of testa cells are being preserved up to the achene maturity. Integumental tapetum consists of compressed, tangentially elongated cells with brown, uniformly thickened walls.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.9 (571.56)

© А. П. Ефимова,[1] И. Ф. Шурдук,[2] Т. Ахти[3]

НОВЫЙ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИД РОДА *SALIX* (*SALICACEAE*) ИЗ ЯКУТИИ

A. P. EFIMOVA, I. F. SHURDUK, T. AHTI.

NEW INTERSPECIFIC HYBRID OF THE GENUS *SALIX* (*SALICACEAE*) FROM YAKUTIA

[1, 2] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980 Якутск, пр. Ленина, 41
Тел./Факс (4112) 33-61-94
[1] E-mail: aitalina_ef@mail.ru
[2] E-mail: duym86@mail.ru
[3] Botanical Museum, P. O. Box 7
FI-00014 Helsinki University, Finland
Fax. +356 919124456
E-mail: teuvo.ahti@helsinki.fi
Поступила 07.02.2008

Приводится описание нового межвидового гибрида *Salix* × *zhataica* из Якутии.

Ключевые слова: новый межвидовой гибрид, *Salix* × *zhataica*, *S. brachypoda*, *S. pyrolifolia*, Якутия.

В 2001 г. в Центральной Якутии в долине среднего течения р. Лены нами были обнаружены растения рода *Salix* L., идентифицировать которые не удавалось ввиду необычного сочетания морфологических признаков. Сравнительный морфологический анализ позволил выдвинуть гипотезу гибридности растений и предположить родительские виды как *Salix brachypoda* (Trautv. et C. A. Mey.) Kom. и *S. pyrolifolia* Ledeb. В гербарных материалах (SASY, LE, H, S), собранных в области перекрытия ареалов предполагаемых родительских видов, подобные растения не найдены. В литературе такой гибрид ранее не был упомянут.

Salix × zhataica Efimova, Shurduk et Ahti nothosp. nov.

Frutex circ. 2—3 m altus. Ramuli novelli tenues, arachnoideo-pubescentes pilis albis. Ramuli annotini brunnei, rubescente atrobrunnei, interdum atropurpurei. Gemmae dimorphae. Gemmae generativae pallide brunneae, lutescentes vel luteae, anguste ovatae vel late lanceolatae, ad 0.5 cm longae, 0.2 cm latae, facie adaxiali applanatae, adnatae vel patentes, apices acuti cuspide applanata, paulo recurvati, interdum recti vel incurvati, sat dense pubescentes. Gemmae vegetativae rubescentes, lanceolatae, acutae, ad 0.2 cm longae, 0.1 cm latae, apices acuti, plerumque recti vel adnati. Stipulae ovatae, apicibus acutis, nervo medio, fere aequilaterae, interdum obcordate non aequilaterae, margine dentibus grossis, glanduliferis, ad 0.5—0.8 cm longae, cum foliis simultaneo exutae vel aliquando ad ramulos persistentes. Petioli ad 0.5—0.7 cm longi, arachnoideo-pubescentes. Laminae ellipticae, anguste ellipticae, interdum late ellipticae, raro obovatae, ad 2.5—3 cm longae, 1.5 cm latae, acuminatae, interdum acutae, margine serrulatae, planae vel paulo recurvatae, supra virides vel pallide virides, opacae, interdum nitidulae, infra caesio-cinereae, nervibus distincte elevatis, pubescentes pilis curvatis, raro sat rectis, basi rotundatae, rarius late lanceolatae, sparsim serrulatae. Amenta feminea praecocia, plus minusve conferta, ad 4.0 cm longa, 1.0 cm lata, pedunculis brevissimis (0.5—0.8 cm), foliolis 2 vel 3 viridibus suffulta, debiliter evolutis. Stylus anguste conicus, vel ovoideo-conicus, pedunculo 0.8—0.9 mm longo, toto vel partim dense pubescens pilis brevibus vel longioribus, plus minusve crispatis vel (raro) rectis, interdum perpendiculariter divaricatum. Stamen ad 0.7—0.9 mm longum, antherae bilobatae, ad 0.3 mm longae. Nectarium solitarium, breve vel late rectangulare, duplo vel triplo brevior quam capsula. Capsulae pedicello ad 1—1.5(2) mm longo, pubescentes vel glabrescentes, 4—7-seminales. Bracteolae florales ovoideae, anguste ovoideae, 1—1.5 mm longae, fulvae, brunneae vel fuscobrunneae, apice obtuso vel acutiusculo, longepilosae. Amenta mascula ad 3 cm longa, 0.8—0.9 cm lata, pedunculis ad 0.5 cm longis, foliolis 2 vel 3 viridibus. Flores staminibus binis, filamentis liberis, basi breviter pilosis, ad 0.8 cm longis, antheris luteis. Florescentia fine maii ad initium junii, fructificans medio vel fine junii.

Typus: Rossia, Respublica Saha (Jacutia), vicinitas opp. Jakutsk, ad occidentem versus a pago Zhatai, secunda ripa supraalluvia fluminis Lena, steppus silvaticus, depressio vetus amnica, societas plantarum *Carex appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kbk., *Equisetum fluviatile* L., *Spiraea salicifolia* L., *Salix pyrolifolia, Betula pendula* Roth, 23 VI 2005, N 101, A. P. Efimova, I. F. Shurduk (SASY, isotypi — H, LE) (fig. 1, 2).

Affinitas. Species parentales putativae *Salix brachypoda* et *S. pyrolifolia* pertinent ad sectionibus distinctis satis dissimilibus *Incubaceae* A. Kerner et *Hastatae* A. Kerner subgeneris *Vetrix* Dum. (Skvortsov, 1968; Skvortsov, 1999; Bol'shakov, 1992; Belyaeva et al., 2006).

Area geografica. Valle fluminis Lena mediae in Respublica Saha (Jacutia) (fig. 3).

Кустарник средней величины до 2—3 м выс. Молодые побеги тонкие, паутинисто опушены белыми волосками. Зрелые побеги бурые, темно-бурые с красноватым оттенком, иногда темно-красные. Почки диморфные. Генеративные почки светло-бурые, желтоватые, желтые, узкояйцевидные или широколанцетные, до 0.5 см дл., 0.2 см шир., прижатые к побегу или слегка отклоненные, уплощенные с адаксиальной стороны, верхушки островатые, оттянутые в плоский носик, слегка отогнутые, иногда прямые или пригнутые к побегу, довольно густо опушенные. Вегетативные почки красноватые, ланцетные, острые, до 0.2 см дл., 0.1 см шир., верхушки острые, чаще прямые или пригнутые к побегу. Прилистники яйцевидные, с острой верхушкой, с главной жилкой, почти равнобокие, иногда полусердцевидные неравнобокие, до 0.5—0.8 см дл., с крупными железистыми зубчиками по краю, опадают одновременно с листьями или иногда остаются на побеге. Черешок листа до 0.5—0.7 см дл., паутинисто опушен. Листовые пластинки эллиптические, узкоэллиптические, иногда широкоэллиптические, редко обратнояйцевидные, до 2.5—3 см дл., до 1.5 см шир., с острыми или иногда короткозаостренными верхушками, с мелкопильчатым плоским или слегка подвернутым краем, сверху светло-зеленые, зеленые, матовые, иногда слегка лоснящиеся, снизу сизоватые, с резко выступающими жилками, опушенные извилистыми, редко более или менее прямыми волосками, в основании округлые, реже ширококлиновидные. Листья иногда почти цельнокрайние или редкопильчатые, редкозубчатые. Сережки распускаются раньше листьев, более или менее плотные, длина женских сережек до 4.0 см, ширина до 1.0 см, на коротких 0.5—0.8 см дл. ножках с двумя-тремя недоразвитыми зелеными листочками. Завязь узкоконическая или яйцевидно-ко-

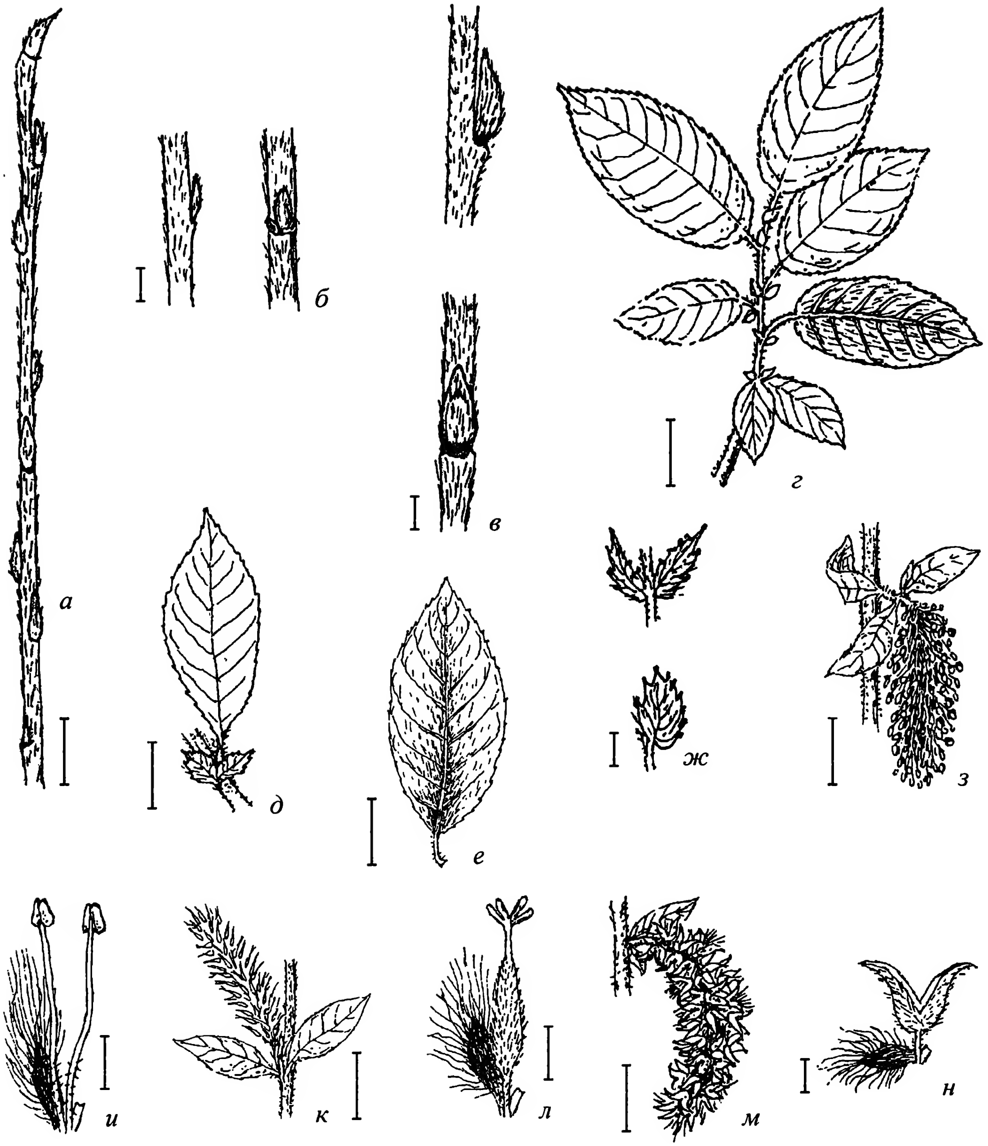


Рис. 1. Морфологические особенности вегетативных и генеративных органов *Salix* × *zhataica* = *S. brachypoda* × *S. pyrolifolia*.

а — однолетний побег в безлистном состоянии, *б* — вегетативные почки, *в* — генеративные почки, *г* — однолетний облиственный побег, *д* — лист с прилистниками, *е* — лист с абаксиальной стороны, *ж* — прилистники, *з* — мужское соцветие, *и* — мужской цветок с прицветной чешуей, *к* — женское соцветие, *л* — женский цветок с прицветной чешуей, *м* — семеносящая сережка, *н* — коробочка с прицветной чешуей. Масштабные линейки, мм: *а* — 5; *б*, *в*, *ж*, *н* — 2; *г*, *д*, *е*, *з*, *к*, *м* — 10; *и*, *л* — 1.

ническая, 3—4 мм дл., на ножке 0.8—0.9 мм дл., густо целиком или частично опушенная короткими или длинноватыми курчавыми или изредка прямыми волосками, иногда отклоненная перпендикулярно к оси сережки. Столбик до 0.7—0.9 мм дл., рыльца двулопастные, до 0.3 мм дл. Нектарник один, коротко-широкопрямоугольный, в 2—3 раза короче ножки коробочки. Коробочки 5—7 мм дл.,

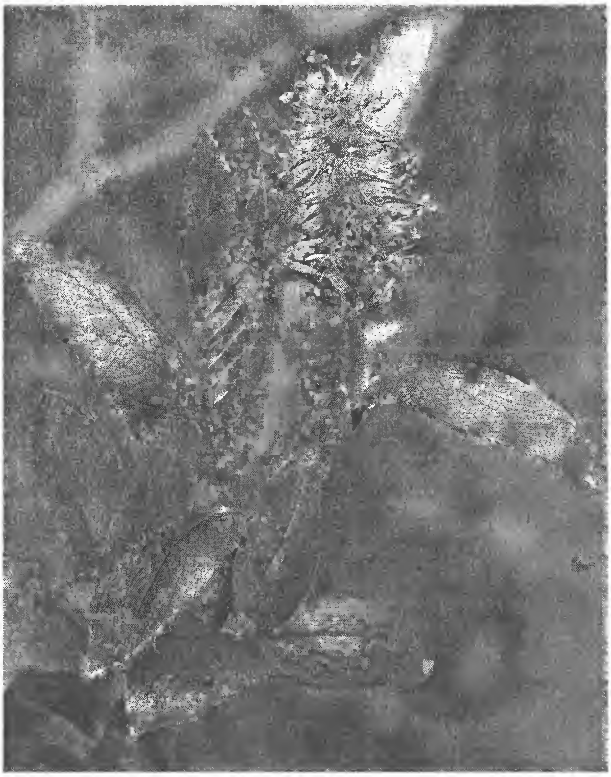


Рис. 2. Побег *Salix* × *zhataica* с женским соцветием.

на ножке до 1—1.5 (2) мм дл., опушенные или изредка оголяющиеся. Прицветные чешуи яйцевидные, узкояйцевидные, 1—1.5 мм дл., рыжевато-бурые, бурые, темно-бурые, с темной тупой или островатой верхушкой, длинноволосистые. Мужские сережки до 3 см дл., 0.8—0.9 см шир., на ножках до 0.5 см дл., с 2—3 недоразвитыми листочками. Тычинок 2, со свободными, коротковолосистыми в основании нитями до 0.8 см дл. и желтыми пыльниками. Цветет: конец мая—начало июня; плодоносит: середина—конец июня. Количество семян в коробочке: 8—12.

Голотип: Россия, Республика Саха (Якутия), окрестности г. Якутска, в 3 км западнее пос. Жатай, II надпойменная терраса р. Лены, лесостепь, старичная депрессия, придатково-осоково-топянохвощовое иволистноспиреево-грушанколистноивово-повислоберезовое сообщество, 23 VI 2005, А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук, № 101 (SASY, изотипы — H, LE) (рис. 1, 2).

Паратипы (paratypi) (SASY): Республика Саха (Якутия), окрестности г. Якутска, территория садово-огородного товарищества «Чочур Муран», коренной берег р. Лены, нижняя треть распадка юго-восточной экспозиции, днище, приручьевое злаково-разнотравное грушанколистноивово-повислоберезовое сообщество, мужской экземпляр, 01 VI 2006, А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук; там же, окрестности г. Якутска, в 3 км западнее пос. Жатай, II надпойменная терраса долины р. Лены, лесостепь, старичная депрессия, злаково-придатковоосоковое иволистноспиреевое грушанколистноивово-повислоберезовое сообщество, 12 VI 2001, те же; там же, разнотравно-злаково-придатковоосоковое иволистноспиреевое гру-

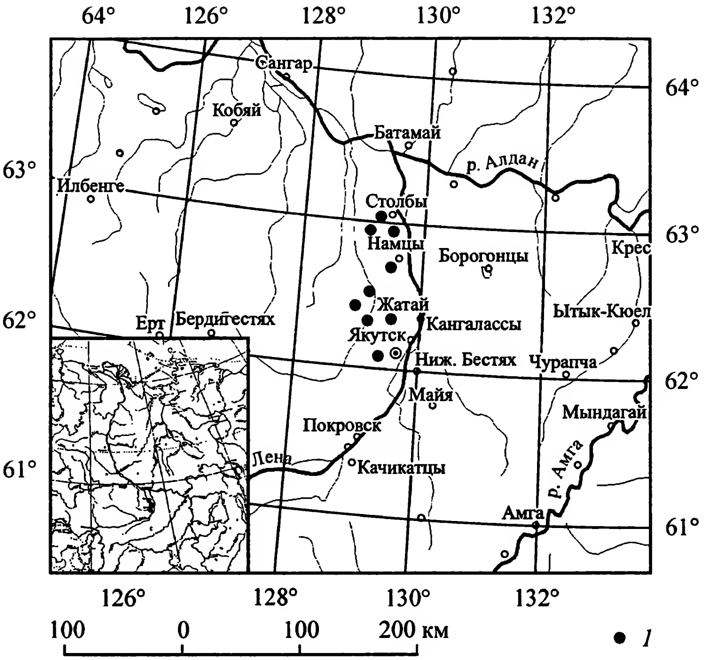


Рис. 3. Места нахождения *Salix* × *zhataica* в долине Средней Лены.
1 — точки находок *Salix* × *zhataica*.

шанколистноивово-повислоберезовое сообщество, 15 VIII 2001, те же; там же, придатковоосоково-топянохвощовое иволистноспиреевое грушанколистноивово-повислоберезовое сообщество, 03 VII 2003, те же; там же, Намский улус, в 3 км восточнее с. Маймага, I надпойменная терраса долины р. Лены, ольховниковый зеленомошный елово-лиственничный лес, 12 VII 2003, те же; там же, в 1.5 км юго-западнее с. Хомустах-1 (Кысыл-Сыр), местность Бардыалах, подошва низкой надпойменной террасы долины р. Лены, остроосоковое повислоберезово-ольховое сообщество, 11 VIII 05, А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук, Т. Ахти; там же, в 3 км восточнее с. Хатырык, I надпойменная терраса долины р. Лены, багульниково-зеленомошный еловый лес, 30 VI 2004, А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук, там же; окрестности г. Якутска, в 2.5 км западнее пос. Жатай, II надпойменная терраса долины р. Лены, лесостепь, старичная депрессия, придатковоосоковое смешанно-кустарниковое повислоберезовое сообщество, 09 IX 2004, те же; там же, Намский улус, в 3 км восточнее с. Хатырык, высокая пойма р. Лены, разнотравный елово-повислоберезовый лес, 06 VII 2005, те же.

Родство. Предполагаемые родительские виды *S. brachypoda* и *S. pyrolifolia* принадлежат к разным, довольно отдаленным секциям — *Incubaceae* A. Kern. и *Hastatae* A. Kern. подрода *Vetrix* Dumort. (Скворцов, 1968; Большаков, 1992; Skvortsov, 1999; Беляева и др., 2006).

Число хромосом *S. pyrolifolia* — 2n = 38 (Федорова-Саркисова, 1946). Данные о числах хромосом *S. brachypoda* в литературе отсутствуют.

В гибридных растениях в некоторой степени проявились морфологические признаки близкородственного к *S. pyrolifolia* вида *S. hastata* L., а именно форма, цвет, края листьев и прилистников, волосистость нити тычинок. Последний признак для *S. hastata* приводится для Урала И. В. Беляевой с соавт. (2006 : 72).

Феноритмы гибрида и предполагаемых родительских видов совпадают, что повышает вероятность повторного опыления последними.

Хотя сравнительный анализ свидетельствует в пользу того, что родительскими видами *S.* × *zhataica* являются *S. brachypoda* и *S. pyrolifolia*, нельзя полностью исключать участие и других видов. Кроме предполагаемых «родителей» гибриду симпатричны несколько ив из других секций, у которых совпадают феноритмы цветения. Практически во всех местах нахождения гибридных растений с высоким постоянством и довольно обильно встречается *S. bebbiana* Sarg., единично наблюдались *S. abscondita* Laksch., *S. taraikensis* Kimura, *S. rhamnifolia* Pall., *S. viminalis* L. и *S. dasyclados* Wimm.

Морфологические признаки гибридных растений варьируют. Признаки, близкие к *S. brachypoda*: форма почек, узкоэллиптическая форма листьев, опушение нижней стороны зрелых листьев прямыми или извилистыми белыми волосками, характер жилкования нижней стороны листьев и прилистников, характер опушения коробочек. Отличается от *S. brachypoda* большей высотой кустов, белым опушением молодых прицветных чешуй, побегов и листьев, завязей, размерами, формой, железисто-пильчатым краем листьев, формой и зубчатым железистым краем прилистников, размером, формой завязей, коробочек, размером и цветом столбиков и рылец. Изредка встречаются экземпляры, близкие к *S. pyrolifolia*, с темно-красными побегами, крупными широкояйцевидными, почти голыми листьями до 6 см дл., 3.5 см шир., коротко оттянутой верхушкой, черешком до 1 см дл. и широкояйцевидными или полусердцевидными прилистниками.

У гибридных экземпляров гетерозисные явления не наблюдаются. Растения образуют жизнеспособные семена. Лабораторная всхожесть семян составила 90 %, приживаемость всходов — 0 %.

Распространение. К настоящему времени на Средней Лене установлено 9 мест, где гибридные растения произрастают в сообществах диффузно по нескольку экземпляров. Гибрид представлен женскими особями, найден лишь один мужской экземпляр. Места сбора *S.* × *zhataica* находятся между 62° и 63° с. ш., 129° и 130° в. д. на Средней Лене (рис. 3). Гибрид встречается в увлажненных экотопах, где, как правило, произрастают оба родительских вида — в пологих старичных депрессиях, на подошвах и в нижней трети надпойменных террас и коренного берега на аллювиальных мерзлотных глееватых почвах. По экологическим свойствам *S. pyrolifolia* и *S. brachypoda* близки. Но экологический ареал последнего намного шире — она лучше переносит заболачивание, произрастает и в сухих, и остепненных условиях лесостепи, лугостепи, которых *S. pyrolifolia* избегает. *S.* × *zhataica* в условиях с недостаточным увлажнением не встречается. Гибридные растения были найдены и в местах, где отсутствует один из «родителей». По-видимому, *S.* × *zhataica* может спорадически встречаться в Северо-Восточной Сибири по всей области перекрытия современных ареалов предполагаемых родительских видов.

Промежуточность морфологических признаков и преимущественная встречаемость в местах совместного произрастания обоих родительских видов свидетельствуют о гибридном происхождении *S.* × *zhataica*. При этом, исходя из того, что гибрид имеет свои характерные морфологические признаки, варьирование которых не выходит за рамки обычной фенотипической изменчивости, определенную экологическую нишу, значительную встречаемость на обширной территории долины Средней Лены, считаем, что он заслуживает бинарного названия.

Благодарности

Авторы глубоко признательны И. В. Беляевой, А. К. Скворцову, А. Н. Сенникову, В. И. Захаровой, Л. В. Кузнецовой, Ал. П. Исаеву, Л. В. Бочкаревой, Е. В. Колесовой, P. Uotila, Jan Klackenberg, R. Moberg, H. Väre за помощь в работе и написании статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке The International Association for Plant Taxonomy (Washington, USA, Vienna, Austria).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталина А. А., Сёмкина Л. А. Ивы Урала: атлас-определитель. Екатеринбург, 2006. 176 с.

Большаков Н. М. Семейство *Salicaceae* — Ивовые // Флора Сибири. *Salicaceae* — *Amaranthaceae.* 1992. Т. 5. С. 8—59.

Скворцов А. К. Ивы СССР: систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.

Федорова-Саркисова О. В. О числе хромосом некоторых видов ив и тополей // Докл. АН СССР. 1946. Т. 54. № 4. С. 357—360.

Skvortsov A. K. Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision // Report Ser. Univ. Joensuu. 1999. Vol. 39. P. 305.

SUMMARY

A new hybrid, *Salix* × *zhataica* Efimova, Shurduk et Ahti nothosp. nov., is described from Sakha Republic (Yakutia). Its parental species are assumed to be *S. brachypoda* (Trautv. et C. A. Mey.) Kom. and *S. pyrolifolia* Ledeb. It was detected in several localities in the valley of the middle course of the Lena River.

УДК 561.675.3 : 551.782.1 (47) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© И. А. Ильинская

BERBERIS PSEUDOULIGINOSA (*BERBERIDACEAE*) ИЗ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА РЕКИ КРЫНКИ

I. A. ILJINSKAJA. *BERBERIS PSEUDOULIGINOSA* (*BERBERIDACEAE*)
FROM THE MIDDLE MIOCENE OF THE KRYNKA RIVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 19.03.2008

При подготовке 5-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» обнаружилось, что *Vaccinium pseudouliginosa* в опорной для миоцена Восточной Европы флоре Крынки принципиально отличается от листьев современных видов *Vaccinium* и совпадает по форме основания листа и его жилкованию с листьями *Berberis*. Учитывая это, он исключен из рода *Vaccinium* и переведен в род *Berberis* под названием *B. pseudouliginosa* comb. nov.

Ключевые слова: *Acer*, *Berberis*, *Sassafras*, *Vaccinium*, миоцен, Бурсук, Крынка.

Vaccinium pseudouliginosum Krysht. был определен А. Н. Криштофовичем в 1941 г. по одному отпечатку маленького листа с хорошо сохранившимся, но очень тонким жилкованием. Возможно, что последнее обстоятельство при отсутствии бинокуляра обусловило сближение его с родом *Vaccinium*. Описание *V. pseudou-*

liginosum и подготовка его изображений были осуществлены Т. Н. Байковской после смерти А. Н. Криштофовича. Однако я отношу данный образец к роду *Berberis*.

Berberis pseudouliginosa (Krysht.) Iljinskaja comb. nov. = *Vaccinium pseudouliginosum* Krysht., Криштофович, Байковская, 1965, Сарматск. фл. Крынки: 117, табл. XXXV, фиг. 3, рис. 38.

Голотип: отпечаток листа, средний миоцен, верхи конкского горизонта, река Крынка, Северное Приазовье, образец 1014а, коллекция 982 [С.-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН], Криштофович, 1965, l. c., табл. XXXV, фиг. 8а.

Черешок не сохранился; пластинка листа около 1.9 см дл. (сохранилось 1.7 см), обратноланцетная (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*); основание узкоклиновидное, низбегающее, со слегка вогнутыми сторонами; верхушка округлая, сохранилась не полностью; край цельный; главная жилка в основании около 0.3 мм толщ., в верхушке заметено истончается, в нижней половине прямая, а выше слегка отклоняющаяся при отхождении вторичных жилок; вторичные жилки, вероятно, в числе 6—7 пар (сохранились 5 пар), супротивные или попарно сближенные, волосовидные, первая пара отходит на 2 мм выше основания листа под углом 25°, 6 мм дл., и поднимаются параллельно краю листа почти до его середины, где они соединяются коротким анастомозом со второй парой вторичных жилок; последняя, так же как и остальные вторичные жилки, короче первой в 2 или 3 раза, прямая, отходит под углом 58°; все эти вторичные жилки параллельные, отходят примерно через равные интервалы и соединяются слегка изогнутыми или почти прямыми дугами, проходящими немного ближе к краю листа, чем к главной жилке; от основания пластинки отходит пара более тонких, чем вторичные, жилок, проходящих субпараллельно нижней паре вторичных жилок, анастомозирующих с ней чуть ниже середины листа и продолжающихся рядом крупных петель, отделенных от края рядом мелких петель; третичные жилки вместе с жилками 4-го порядка образуют крупные угловатые ячейки, в которых видны ветвящиеся окончания жилок (см. таблицу-вклейку, *3*).

B. pseudouliginosa был отнесен А. Н. Криштофовичем (1965, l. c.) к роду *Vaccinium* и сближался им с современным *V. uliginosa* L., однако он принципиально отличается от последнего и листьев *Vaccinium* узкоклиновидным низбегающим основанием со слегка вогнутыми сторонами и характером вторичных жилок — их длинной первой парой, отходящей под очень острым углом и поднимающейся почти до середины листа, а остальным в 2—3 раза более короткими, отходящими под почти вдвое бóльшим углом и соединяющимися дугами, которые проходят немного ближе к краю листа, чем к главной жилке.

Рассматриваемый вид очень сходен по форме, размеру и жилкованию листа с *Berberis bursukensis* Stephyrtza из нижнего сармата Молдавии (Штефырца, 1971, 1974) — из флоры Бурсука, находящейся, как и флора Крынки, немного южнее 48-й параллели и лежащей в разрезе миоцена лишь немного выше флоры Крынки (абсолютный возраст флоры Бурсука 13.4—13.6 млн лет — Штефырца, 1999) и имеющей с ней 37 общих родов и 19 видов при числе видов в целом около 120, если учитывать 30 видов из Бурсука, для которых не удалось определить систематическое положение; но в целом флора Бурсука отличается от флоры Крынки наличием значительного числа видов, имеющих современные аналоги, которые присущи Средиземноморью, и еще экзотического рода *Mastixia*. Обе эти флоры были связаны с морем Паратетис, простиравшимся в неогене от Баварии на западе до

Аральского моря на востоке; при этом Крынка была приурочена к Восточному Паратетису, тогда как Бурсук находился в области, пограничной с Западным Паратетисом (Невесская и др., 1986).

B. pseudouliginosa отличается от *B. bursukensis* более узкой пластинкой листа, а главное — более многочисленными вторичными жилками, первая пара из которых поднимается почти до середины листа, а остальные отходят через примерно равные интервалы под вдвое бóльшим углом, чем первая пара, и соединяются слегка изогнутыми или почти прямыми дугами.

Из современных видов сходные по величине, форме и жилкованию листья имеет японский *B. thunbergii* DC. из серии *Sinensis* (Schneid.) Rehd. (см. таблицу-вклейку, *6—8*), с которым сближается и *B. bursukensis* (Штефырца, 1971, 1974), и кроме него еще распространенный в Средней Азии, Северном Иране и Армении *B. turkomanica* Karel. (см. таблицу-вклейку, *4*, *5*), отличающийся наличием зубцов, и очень близкий к нему среднеазиатский *B. integerrima* Bunge из серии *Integerrimae* (Schneid.) Rehd. Оба этих вида отличаются от ископаемого большей толщиной всех жилок. У всех указанных 3 видов, в отличие от *B. pseudouliginosa*, меньшее число вторичных жилок, верхние вторичные жилки отходят под более острым углом, жилки 4-й пары заметно короче остальных, и дуги, соединяющие вторичные жилки, более сильно дуговидно изогнуты. Многочисленные прямые вторичные жилки, отходящие под бóльшим углом и соединяющиеся слабоизогнутыми дугами, наблюдаются только у видов серии *Wallichianae* (Schneid.) Rehd., но их листья крупные и с очень большим числом вторичных жилок. Из видов этой серии несколько большее сходство обнаруживает восточногималайский *B. coxii* Schneid. (Krüssman, 1960, Taf. 49g), но и у него листья значительно крупнее, чем у ископаемого, и первая пара вторичных жилок почти не отличается от остальных вторичных жилок по длине и углу отхождения.

Подводя итог проведенному сравнению *B. pseudouliginosa* с современными видами этого рода, можно констатировать, что наибольшее число общих с ископаемым признаков наблюдается в сериях *Sinensis* и *Integerrimae*, имеющих сходные листья, а в серии *Wallichianae* наблюдается признак, отсутствующий в этих сериях, тогда как по совокупности признаков листья видов этой серии резко отличаются от ископаемого.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49095).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматская флора Крынки. М.; Л., 1965. 135 с.

Невесская Л. А. и др. Паратетис. Введение // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутом 1. М., 1986. С. 29.

Штефырца А. Г. Новые виды родов *Morus*, *Berberis* и *Mahonia* из миоцена Молдавии // Палеонтол. журн. 1971. № 2. С. 90—98.

Штефырца А. Г. Berberis bursukensis Stephyrtza // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 109—111.

Штефырца А. Г. Сравнительный анализ раннесарматской флоры Бурсука (Республика Молдова) и близких по возрасту и территории палеофлористических комплексов // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 1—9.

Krüssman G. Handbuch der Laubgehölze. Bd 1. Berlin und Hamburg. 1960. Taf. 48g.

SUMMARY

In the course of preparation of the fifth volume of the edition «Fossil flowering plants of Russia and adjacent states» it became certain that the species *Vaccinium pseudouliginosum* Krysht. from the flora Krynka differs considerably from the leaves of existent species of *Vaccinium* and shows a strong resemblance to the leaves of *Berberis*. On that ground it has been excluded from the genus *Vaccinium* and transferred the *Berberis* under the name *B. pseudouliginosa* (Krysht.) Iljinskaja comb. nov.

УДК 582.555 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

© **D. D. Sokoloff,**[1] **M. V. Remizowa,**[1] **P. J. Rudall**[2]

A NEW SPECIES OF *CENTROLEPIS* (*CENTROLEPIDACEAE*, *POALES*) FROM NORTHERN AUSTRALIA, WITH REMARKABLE INFLORESCENCE ARCHITECTURE

Д. Д. СОКОЛОВ, М. В. РЕМИЗОВА, П. Дж. РУДАЛЛ.

НОВЫЙ ВИД *CENTROLEPIS* (*CENTROLEPIDACEAE*, *POALES*) С НЕОБЫЧНЫМ СТРОЕНИЕМ СОЦВЕТИЯ ИЗ СЕВЕРНОЙ АВСТРАЛИИ

[1] Department of Higher Plants, Biological Faculty
Moscow State University
Moscow 119991, Russia
E-mail: sokoloff-v@yandex.ru, remizowa@yahoo.com
[2] Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens
Kew, Richmond, Surrey TW9 3AB, UK
E-mail: p.rudall@kew.org
Received 07.05.2008

A new species, *Centrolepis racemosa* (*Centrolepidaceae*, *Poales*), is described from Northern Territory, Australia. In general habit, the plant closely resembles *Trithuria lanterna* (*Hydatellaceae*, *Nymphaeales*). *Centrolepis racemosa* differs from all other species of *Centrolepis* in possessing numerous (rather than two) primary bracts. The presence of two primary bracts is one of the characters commonly used to distinguish *Centrolepis* from another genus of *Centrolepidaceae*, *Aphelia*. Possible scenarios of inflorescence evolution in *Centrolepidaceae* are discussed.

Key words: Australia, *Centrolepidaceae*, evolution, *Hydatellaceae*, inflorescence, morphology, Northern Territory.

The family *Centrolepidaceae* currently consists of about 35 species in three genera (*Aphelia, Centrolepis* and *Gaimardia*), with principal diversity in Australia (Cooke, 1998). In early classifications (e.g. Hieronymus, 1888; Wettstein, 1924; Hutchinson, 1959; Hamann, 1964), two other genera, *Trithuria* and *Hydatella* (or a single genus, *Juncella*) were also placed in *Centrolepidaceae*, but their subsequent segregation into a new monocot family, *Hydatellaceae* (Hamann, 1976) was accepted in later classifications (Dahlgren et al., 1985; Cronquist, 1981, 1988; Takhtajan, 1987, 1997). Analyses of molecular phylogenetic data entirely removed *Hydatellaceae* from the monocots, placing them as sister to the early-divergent angiosperm families *Nymphaeaceae* and *Cabombaceae* (Saarela et al., 2007). Several morphological characters support this dramatic result (Rudall et al., 2007; Saarela et al., 2007; Endress, Doyle, 2008). *Hydatellaceae* differ from *Centrolepidaceae* in possessing anomocytic (rather than paracytic) stomata, tetrasporangiate and basifixed (versus bisporangiate and versatile) anthers, monosulcate (versus monoporate) pollen grains, anatropous (versus orthotropous) ovules, an entirely different type of stigma, several significant features of seed structure, four-celled four-nucleate (versus *Polygonum*-type) embryo sac, presence of a two-lobed cotyledonary sheath and several other characters (summarized in Hamann, 1976; Dahlgren et al., 1985; Rudall et al., 2007, 2008; Saarela et al., 2007; Tillich, 2007; Tillich et al., 2007; Sokoloff et al., 2008b).

Although it is now clear that *Hydatellaceae* are very distantly related to *Centrolepidaceae*, some members of the two families co-occur in the same ecosystems in Australia and sometimes demonstrate remarkable similarity in general habit and growth form. Specimens of *Hydatellaceae* and *Centrolepidaceae* are often mixed in collections. For example, the first species of *Hydatellaceae* discovered in the northern, tropical part of Australia was first identified by the collector as a species of *Centrolepis* and only later described as *Trithuria lanterna* D. A. Cooke (Cooke, 1981). During examination of herbarium collections of Australian *Hydatellaceae* for a taxonomic revision of the family (Sokoloff et al., 2008a), we found several specimens of *Centrolepis* incorrectly identified as *Trithuria* or *Hydatella*. We believe that one of these collections from the Australian Northern Territory belongs to a hitherto undescribed species. This collection, initially identified as *Trithuria lanterna*, consists of three duplicate specimens, each containing many plant individuals. The overall similarity with *Trithuria lanterna* is, indeed, remarkable. *Trithuria lanterna* is also known from the same local area (neighbourhoods of Jabiru) as the new species of *Centrolepis*. A formal description of the new species is given below.

Centrolepis racemosa D. D. Sokoloff et Remizowa sp. nov.

Herba annua (?) pumila caespites rotundatos 1—2.5 cm diametro formans. Radix primaria non videmus. Radices adventiciae numerosae, ramosae, dense pilosae. Caulis principalis ad 15 mm longus, in parte superiore ramosus. Internodia omnia abbreviata (ad 1 mm longa). Folia spiraliter disposita spiris sinistrorsis vel dextrorsis. Folia numerosa, basalia ad anthesin senescentia. Vasculatura folii plerumque tantum nervo mediano, raro nervis binis basalibus distinctis adjacentibus in nervum medianum concrescentibus. Basis folii circumferentia caulis angustior. Vagina 3—5 mm longa, 1.2—1.7 mm lata, margine hyalina, basin versus leviter angustata paulumque inaequilateralis. Lamina viridis, fortasse carnosa, in vaginam sensim transita, valde recurvata, 3—6 mm longa, 0.2—0.4 mm lata, apice acuta, mucronata. Laminae vaginaeque margine pilosae pilis plerumque flexuosis, (4—)6—12-cellularibus; facie glabrae. Rami omnes cormusque principalis inflorescentias formantes. Folium reductum sub inflorescentia (cataphyllum cl. Cooke sensu) nullum. Bracteae primariae ad axem inflorescentiae numerosae, infimae foliis vegetativis similes, in longitudine ad apicem inflorescentiae decrescentes (ad circa 3 mm). Longitudo internodii phyllotaxisque transitu ad inflorescentiam immutatae. Unitas reproductiva (pseudanthium cl. Cooke sensu) in axilla bracteae primariae singularis, bracteis secundariis binis (rarissime ternis) circumcincta. Una bractea secundaria adaxialis vel oblique adaxialis altera abaxialis vel oblique abaxialis (rarissime bracteae secundariae duae adaxiales et una abaxialis). Bracteae secundariae subaequilongae, 2.0—2.9 mm longae, 0.5—0.9 mm latae, apice truncatae, hyalinae, nervis nullis. Unitates reproductivae omnes hermaphroditae, e stamine unico et gynoecio unico consistentes. Stipes unitatis reproductivae 0.1—0.2 mm longus. Filamentum ante anthesin albo-violaceum, anthera flava. Filamentum post anthesin stigmatibus aequale vel longius. Anthera 0.7—1.0 mm longa. Gynoecium 6—10-carpellatum; ovaria carpellorum connata, stigmata libera. Fructus maturi ignoti.

Ab omnibus reliquis speciebus hujus generis bracteis primariis numerosis (nec binis) differt. *Centrolepidi curtae* inflorescentiis sessilibus foliisque pilosis similis, sed unitatibus reproductivis in axillis bractearum primariarum singularibus (nec 4—6), folio reducto sub inflorescentia nullo, foliis recurvatis (nec rectis) lamina vaginae subaequilonga (nec vagina multo longiore), pilis flexuosis (4—)6—12-cellularibus (nec rectis 3—5-cellularibus) differt.

Typus: Australia, Northern Territory, Arnhem Land, 19 km E of Jabiru (12°37′ S, 133°03′ E), on top of sandstone escarpment, dissected sandstone landscape, skeletal sandy soil with lateritic gravel among sandstone blocks, low open shrubland, in sandy seepage area, growing among grasses, 18 Apr. 1989, *R. W. Johnson 4530* (holotypus BRI — AQ657305!; isotypi DNA!, CANB!).

Dwarf annual (?) herb forming very dense rounded tufts 1—2.5 cm diam. Primary root not observed. Adventitious roots numerous, branched, densely covered by hairs. Primary stem up to 15 mm long, branched in upper part. Branches sometimes attached *ca* 0.5 mm above subtending leaf on primary stem. All internodes very short (up to 1 mm long). Phyllotaxy spiral, either clockwise or anticlockwise. Vegetative leaves (fig. 1) numerous along main shoot, lowermost ones dying off (senescent) by the time of flowering, all alike. Leaf vasculature of midvein only, or, in some leaves, two distinct bundles visible at leaf base, passing close to each other and fusing into a midvein. Leaf base much narrower than stem circumference. Leaf sheath 3—5 mm long and 1.2—1.7 mm wide, with hyaline margins, slightly narrowed at base and often unequally sided. Leaf lamina green, apparently fleshy, gradually passing into the sheath, strongly bent backwards, 3—6 mm long and 0.2—0.4 mm wide, apex acute, mucronate. Sheath and lamina margins hairy; hairs typically flexuous, (4)6—12-cellular with cells of approximately the same length and width. All branches as well as the primary stem terminating in an inflorescence. Reduced leaf below inflorescence absent. Primary bracts numerous (up to 18) along inflorescence axis (figs. 2, 3). Lowermost primary bracts similar to vegetative leaves; bract length gradually decreasing along inflorescence axis (up to *ca* 3 mm). Internode length and phyllotaxy unchanged during transition to inflorescence. Each pri-

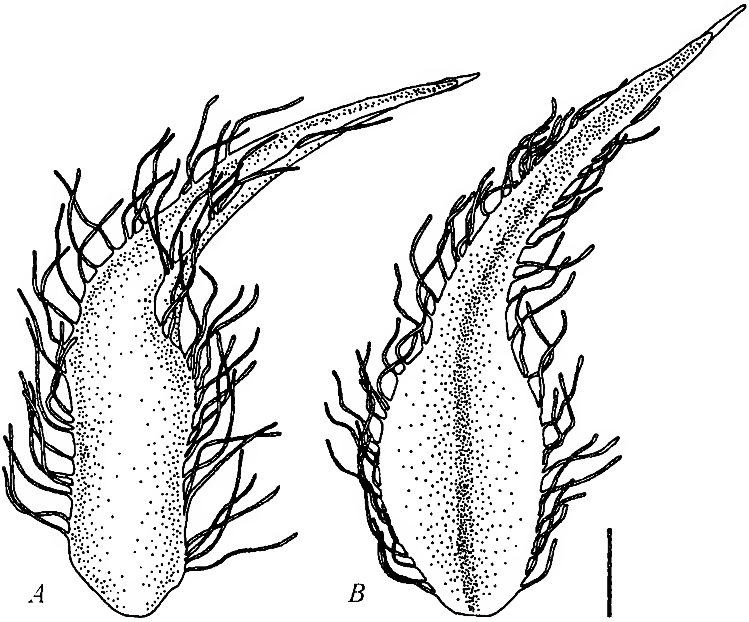


Fig. 1. Leaf morphology of *Centrolepis racemosa*.
A — leaf viewed from adaxial side, *B* — leaf viewed from abaxial side. Scale bar = 1 mm.

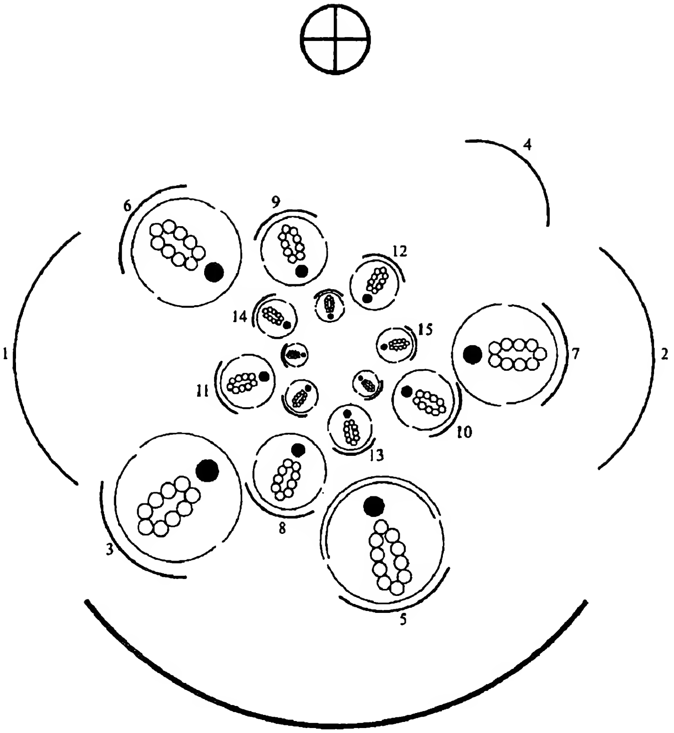


Fig. 2. Diagram of lateral inflorescence of *Centrolepis racemosa* with clockwise phyllotaxy on inflorescence axis.

Thick arc at the bottom of the figure = subtending leaf of lateral inflorescence, crossed circle = main axis (to which the subtending leaf belongs), numbered arcs = leaves of lateral inflorescence axis numbered according to their sequence of insertion (all leaves except 1, 2 and 4 are primary bracts subtending reproductive units), thin arcs = secondary bracts, open circles = carpels, black circles = stamens.

mary bract subtending a single axillary reproductive unit (pseudanthium *sensu* Cooke, 1992) surrounded by two (rarely three) secondary bracts, one in an adaxial or an oblique adaxial position, the other in an abaxial or an oblique abaxial position (figs. 2, 3). When three secondary bracts are present (figs. 2 and 3, in axils of primary bracts numbered «5»), two bracts are adaxial and one bract is abaxial. Secondary bracts (fig. 4) almost equal to each other in length, 2.0—2.9 mm long and 0.5—0.9 mm wide, truncate with erose-fimbriate (to almost entire) apices, hyaline, not vascularized. Each reproductive unit bisexual, with one stamen (on the radius of the adaxial secondary bract) and one gynoecium (fig. 5). Common stalk of the reproductive unit 0.1—0.2 mm long; on level higher than the stalk, stamen filament is free from the gynoecium. Preanthetic stamen filament whitish-violet, anther yellow. Completely elongated (postanthetic) filament as long as or longer than stigmas. Anther 0.7—1.0 mm long. Gynoecium composed of 6—10 carpels, ovaries united, stigmas free, 2.1—2.9 mm long. Mature fruits not seen.

Differs from all other species of *Centrolepis* in possessing numerous (rather than two) primary bracts. Resembles *C. curta* in possessing sessile inflorescences and presence of multicellular hairs on leaves, but differs from it, apart from possessing numerous primary bracts, in the presence of a single reproductive unit in the axil of each primary bract (rather than 4—6 reproductive units), the absence of a reduced leaf (cataphyll *sensu* Cooke, 1992) below the inflorescence, the leaves curved backwards with the lamina approxi-

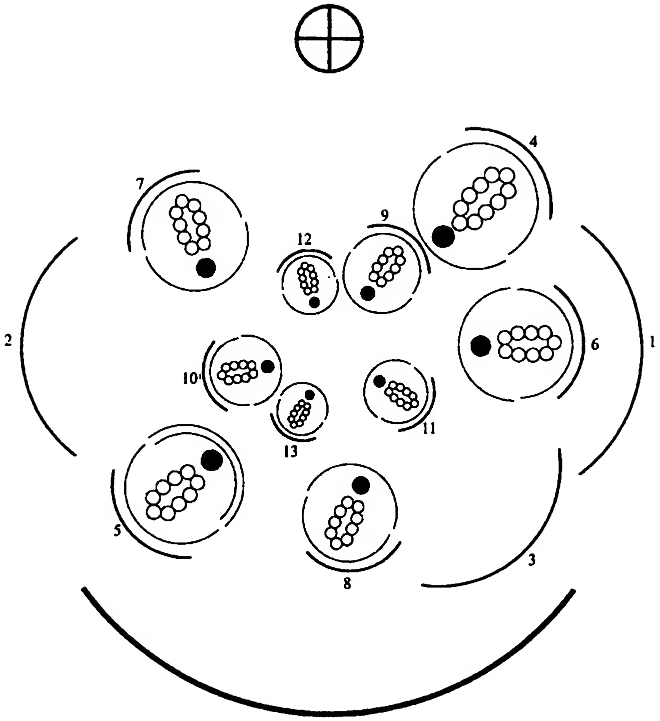


Fig. 3. Diagram of lateral inflorescence of *Centrolepis racemosa* with anticlockwise phyllotaxy on inflorescence axis.

Thick arc at the bottom of the figure = subtending leaf of lateral inflorescence, crossed circle = main axis (to which the subtending leaf belongs), numbered arcs = leaves of lateral inflorescence axis numbered according to their sequence of insertion (all leaves except 1, 2 and 3 are primary bracts subtending reproductive units), thin arcs = secondary bracts, open circles = carpels, black circles = stamens.

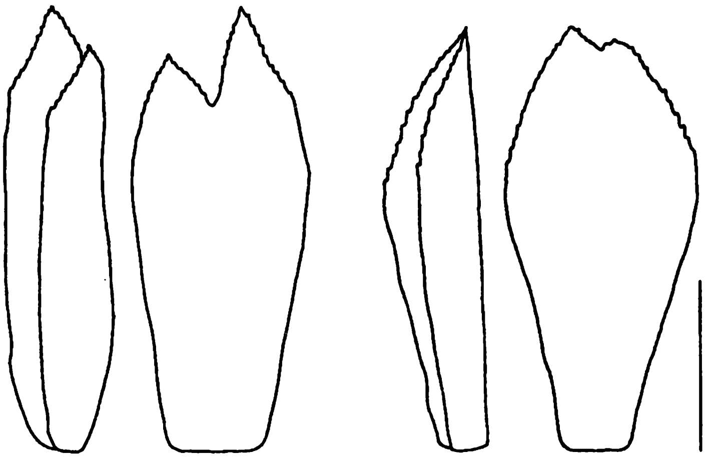


Fig. 4. Two secondary bracts of a single reproductive unit of *Centrolepis racemosa*, viewed in both their original folded and artificially unfolded forms.

Scale bar = 1 mm.

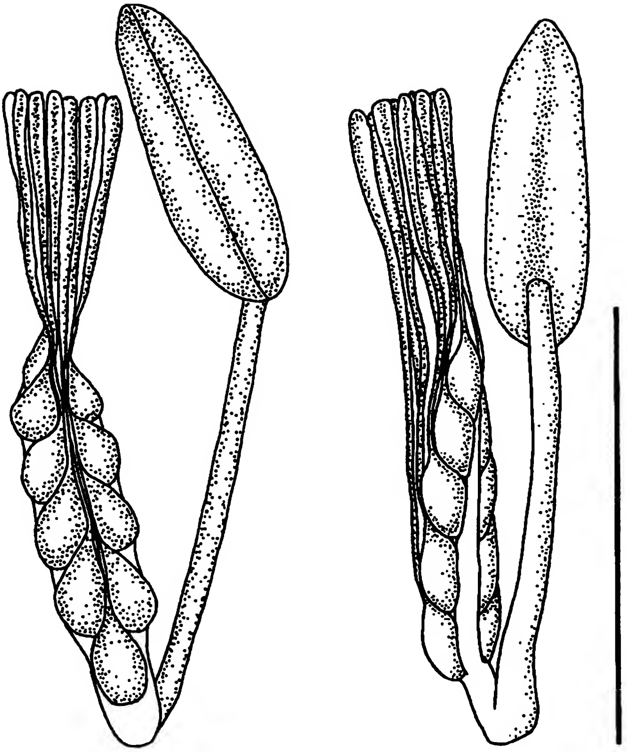


Fig. 5. A preanthetic reproductive unit of *Centrolepis racemosa* in two different views. Scale bar = 1 mm.

mately equal in length, or slightly exceeding, the sheath (rather than straight leaves with lamina much longer than the sheath), the presence of flexuous (rather than straight) hairs consisting of up to 12 cells (rather than up to five cells) on leaf and bract margin and absence of hairs on the abaxial surfaces of leaves and bracts.

In terms of general habit, a remarkable feature of *C. racemosa* is the absence of a scape elevating the inflorescence above ground level. Several scapeless species of *Centrolepis* are known in Australia, of which five occur in the southern part of the continent (Cooke, 1980, 1992, 2008). The only scapeless species known previously from the northern, tropical part of Australia is *C. curta* D. A. Cooke (Cooke, 1992, 2008). Cooke (1992, 2008) reported that *C. curta* is endemic to the Kimberley district of Western Australia, north of 17° S latitude, and Kerrigan, Albrecht (2007) included it in the checklist of the flora of Northern Territory. We also identified one specimen from Northern Territory at Kew as *C. curta* (Depot Creek, c. 12 km SE of Hayes Ck Inn, 13°39′ S, 131°33′ E, 22 Jul. 2000, *I.D. Cowie 8954*). One of most important characters that distinguish *C. curta* from the southern Australian scapeless species is the presence of multicellular hairs on the leaves (Cooke, 1992). *Centrolepis racemosa* shares this feature with *C. curta*. The two species are also similar in several other characters commonly used in taxonomy of *Centrolepis*, including the presence of secondary bracts, their typical number per reproductive unit (two), their shape and length, carpel number, and presence of free stigmas. We believe the differences in leaf, hair and inflorescence morphology are sufficient to distinguish *C. racemosa* from *C. curta* at the specific level.

In terms of inflorescence morphology, *C. racemosa* differs radically from all other species of *Centrolepis* described previously. Indeed, the presence of two primary bracts is one of the characters commonly used to distinguish *Centrolepis* from another genus of the family, *Aphelia* (e. g. Cooke, 1998). Some southern species of *Centrolepis* possess a single reproductive unit in the axil of the primary bract, but (apart from *C. racemosa*), such species are absent from tropical regions of Australia (Cooke, 1992). The inflorescence of *C. racemosa* looks so unusual that it could be questioned whether the species indeed belongs to the genus *Centrolepis*. We consider that the list of similarities with *C. curta* outlined above supports placement of our new species into *Centrolepis*. Furthermore, *C. racemosa* shares similar gynoecium construction to other species of the genus; the carpels are initiated in a single whorl, and subsequent strong intercalary growth below one side of the gynoecium (the side closest to the stamen) results in curvature so that the carpels appear to be inserted in two rows along a common stalk (fig. 5). To our knowledge, this remarkable gynoecium morphology does not occur in any other angiosperm.

The presence of numerous primary bracts could be a primitive condition for *Aphelia* within the family. If so, we speculate that this feature could also be plesiomorphic in *C. racemosa*. Further phylogenetic studies will clarify whether *C. racemosa* represents the sister lineage to all other species of *Centrolepis*, but we currently consider this placement to be unlikely. Close similarity in several characters between *C. racemosa* and *C. curta* suggests that these two species belong together in the same clade within *Centrolepis*, perhaps as a sister pair. If this hypothesis proves correct, then *C. racemosa* would represent an interesting example of strong secondary modification of inflorescence morphology within the genus *Centrolepis*. Another question to be resolved is whether the multibracteate inflorescences of *Aphelia* and *C. racemosa* are homologous with each other. In *C. racemosa*, the inflorescence is clearly racemose, with all primary bracts developing along the same shoot axis. Interpretation of the inflorescence of *Aphelia* is less straightforward; Cooke (1995) interpreted it as cymose, but Hamann (1962) interpreted it as a thyrse with all primary bracts belonging to the same axis.

Another important topic is the diversity of phyllotaxy types in *Centrolepidaceae*. Cooke (1992, 2008) used presence of distichous versus non-distichous phyllotaxy of foliage leaves as an important taxonomic feature in *Centrolepis*. However, he did not describe all details of non-spiral phyllotaxy in *Centrolepis*. Our data show that at least *C. racemosa* has a Fibonacci-type spiral, though the typical Fibonacci divergence angle stabilizes after a few first leaves are produced on a lateral shoot. In *C. racemosa*, phyllotaxy of lateral shoots starts with two transversal foliage leaves separated by a short internode. This contrasts with most other *Poales*, which possess an adaxial, typically two-keeled, prophyll. Shoot systems of other *Centrolepidaceae* will be critically investigated with respect to this character. An interesting feature of *C. racemosa* is the insertion of a vegetative leaf between the primary bracts in some inflorescences (leaf numbered «4» in fig. 2). We did not observe aborted or damaged reproductive units in the axils of such leaves. Finally, the phyllotaxy of second-order branches within the inflorescence differs from that of the main axis. Indeed, the two secondary bracts are in the median or almost median plane (not in the transversal plane). When three secondary bracts are present, two of them lie on the same (adaxial) radius, and one is abaxial. This condition differs radically from that of other species of *Centrolepis,* for which presence of three secondary bracts has been documented (e. g. in *Centrolepis strigosa* (R.Br.) Roem. et Schult.). As reported by Hieronymus (1878), each of three secondary bracts lies on its own radius in this species.

Future research will focus on clarification of these and other remaining questions about species relationships and character evolution within *Centrolepidaceae*.

Acknowledgements

We are grateful to the curators of Herbaria BRI, CANB and DNA for loan of herbarium specimens and to M. G. Pimenov for helpful comments. The work of the first author was supported by President of Russia grant No. МД-1056.2007.4.

REFERENCES

Cooke D. A. Studies in Australian *Centrolepidaceae* I: The scapeless species of *Centrolepis* Labill. // Muelleria. 1980. Vol. 4. P. 265—272.

Cooke D. A. New species of *Schoenus* (*Cyperaceae*) and *Trithuria* (*Hydatellaceae*) // Muelleria. 1981. Vol. 4. P. 299—303.

Cooke D. A. A taxonomic revision of *Centrolepis* (*Centrolepidaceae*) in Australia // J. Adelaide Bot. Gard. 1992. Vol. 15. P. 1—63.

Cooke D. A. A taxonomic revision of *Aphelia* (*Centrolepidaceae*) // J. Adelaide Bot. Gard. 1995. Vol. 16. P. 95—109.

Cooke D. A. Centrolepidaceae // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. IV. Flowering Plants — Monocotyledons — *Alismatanae* and *Commelinanae*. Berlin, 1998. P. 106—109.

Cooke D. A. A flora treatment of Australian *Centrolepidaceae* [Electronic resource]. Mode of access: http://members.ozemail.com.au/~davcooke/centrlep.htm. Accessed 23 Mar. 2008.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, Press, 1981. 1262 p.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Ed. 2. New York, 1988. 555 p.

Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. E. The families of the monocotyledones. Berlin, 1985. 520 p.

Endress P. K., Doyle J. A. Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations // Amer. Journ. Bot. 2009.

Hamann U. Beitrag zur Embryologie der *Centrolepidaceae* mit Bemerkungen über den Bau der Blüten und Blütenstände und die systematische Stellung der Familie // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1962. Bd 75. S. 153—171.

Hamann U. Reihe *Commelinales* // Melchior H. (Herausg.) A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. S. 549—561.

Hamann U. Hydatellaceae — a new family of Monocotyledoneae // New Zealand J. Bot. 1976. Vol. 14. P. 193—196.

Hieronymus G. Centrolepidaceae // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 2, Abt. 4. Leipzig, 1888. S. 11—16.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 2. Monocotyledons. Ed. 2. Oxford, 1959. 792 p.

Kerrigan R. A., Albrecht D. E. (eds). Checklist of NT vascular plant species. January 29, 2007. [Electronic resource.] Mode of access: http://www.nt.gov.au/nreta/wildlife/plants/pdf/200701nt_checklist.pdf

Rudall P. J., Remizowa M. V., Beer A. S. et al. Comparative ovule and megagametophyte development in *Hydatellaceae* and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms // Ann. Bot. 2008. Vol. 101. N 7. P. 941—956.

Rudall P. J., Sokoloff D. D., Remizowa M. V. et al. Morphology of *Hydatellaceae*, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage // Amer. Journ. Bot. 2007. Vol. 94. N 7. P. 1073—1092.

Saarela J. M., Rai H. S., Doyle J. A. et al. *Hydatellaceae* identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree // Nature. 2007. Vol. 446. P. 312—315.

Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D., Rudall P. J. Classification of the early-divergent angiosperm family *Hydatellaceae*: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa // Taxon. 2008a. Vol. 57. P. 179—200.

Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D. et al. Seedling diversity in *Hydatellaceae*: implications for the evolution of angiosperm cotyledons // Ann. Bot. 2008b. Vol. 101. P. 153—164.

Takhtajan A. L. Systema *Magnoliophytarum*. Leningrad, 1987. 439 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 663 p.

Tillich H.-J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order *Poales* (Monocotyledons) // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. P. 1413—1429.

Tillich H.-J., Tuckett R., Facher E. Do *Hydatellaceae* belong to the monocotyledons or basal angiosperms? Evidence from seedling morphology // Willdenowia. 2007. Vol. 37. P. 399—406.

Wettstein R. Handbuch der Systematischen Botanik. 3 Aufl. Leipzig; Wien, 1924. 1018 S.

РЕЗЮМЕ

Из Австралии описан новый вид — *Centrolepis racemosa* (*Centrolepidaceae*, *Poales*). Габитуально растения описываемого нового вида очень похожи на растения *Trithuria lanterna* (*Hydatellaceae*, *Nymphaeales*), вида, распространенного в том же районе Австралии. *Centrolepis racemosa* отличается от всех остальных видов *Centrolepis* наличием многочисленных (а не двух) брактей на главной оси соцветия. Наличие только двух брактей на главной оси соцветия ранее рассматривали как один из признаков, оттраничивающих *Centrolepis* от другого рода сем. *Centrolepidaceae*, *Aphelia*. В статье рассматриваются возможные сценарии эволюционных преобразований соцветий в сем. *Centrolepidaceae*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.325.23 (571.6)

© Л. В. Бардунов,[1] В. Я. Черданцева,[2] С. Г. Казановский[1]

ПЕРВОЕ ДОСТОВЕРНОЕ УКАЗАНИЕ *PSEUDOLESKEOPSIS ZIPPELII* (*LESKEACEAE*, *MUSCI*) ДЛЯ РОССИИ

L. V. BARDUNOV, V. Ya. CHERDANTSEVA, S. G. KAZANOVSKY.
PSEUDOLESKEOPSIS ZIPPELII (*LESKEACEAE*, *MUSCI*),
THE FIRST RELIABLE RECORD IN RUSSIA

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск-33, аб. ящик 317
Тел. 42—82—56
Факс (3952) 510754
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159г
Тел. 31—04—62
Факс (4232) 310193
E-mail: cryptogamy@ibss.dvo.ru

Поступила 08.10.2007
Окончательный вариант получен 26.05.2008

Впервые для территории России достоверно указывается листостебельный мох *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk) Broth. Отмечается, что ранее этот вид ошибочно приводился для России как *Pseudoleskeopsis orbiculata* (Mitt.) Broth.

Ключевые слова: *Pseudoleskeopsis zippelii*, *Leskeaceae*, листостебельный мох, Приморский край, Россия.

Листостебельный мох *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth. из сем. *Leskeaceae* указывался для России как *Pseudoleskeopsis orbiculata* (Mitt.) Broth. А. С. Лазаренко (1941). На основании этого указания *P. zippelii* включен в недавно опубликованный список мхов территории бывшего СССР (Ignatov, Afonina, Ignatova, 2006). Произведенная нами проверка показала, что весь материал (это 3 образца, собранные А. С. Лазаренко из двух практически рядом расположенных точек в средней части Приморского края, дублеты всех их имеются в бриологическом гербарии Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН в Иркутске — IRK) на самом деле относится к *Leskea polycarpa* Hedw.

Однако *Pseudoleskeopsis zippelii* все же произрастает на юге российского Дальнего Востока. Он собран Л. В. Бардуновым и В. Я. Черданцевой в Лазовском р-не Приморского края (Южное Приморье), близ с. Чистоводное (бассейн р. Киевка) в 1977 г.

Род *Pseudoleskeopsis* Broth. от остальных родов семейства отличается, по мнению A. Noguchi (1972), A. Noguchi, Z. Iwatsuki и T. Yamagushi (1991), строением перистома. Правда, данные авторы не уточнили, чтó конкретно они имели в виду. На наш взгляд, это сочетание следующих признаков: поперечная штриховатость зубцов наружного перистома в нижней части, папиллозность их в верхней части

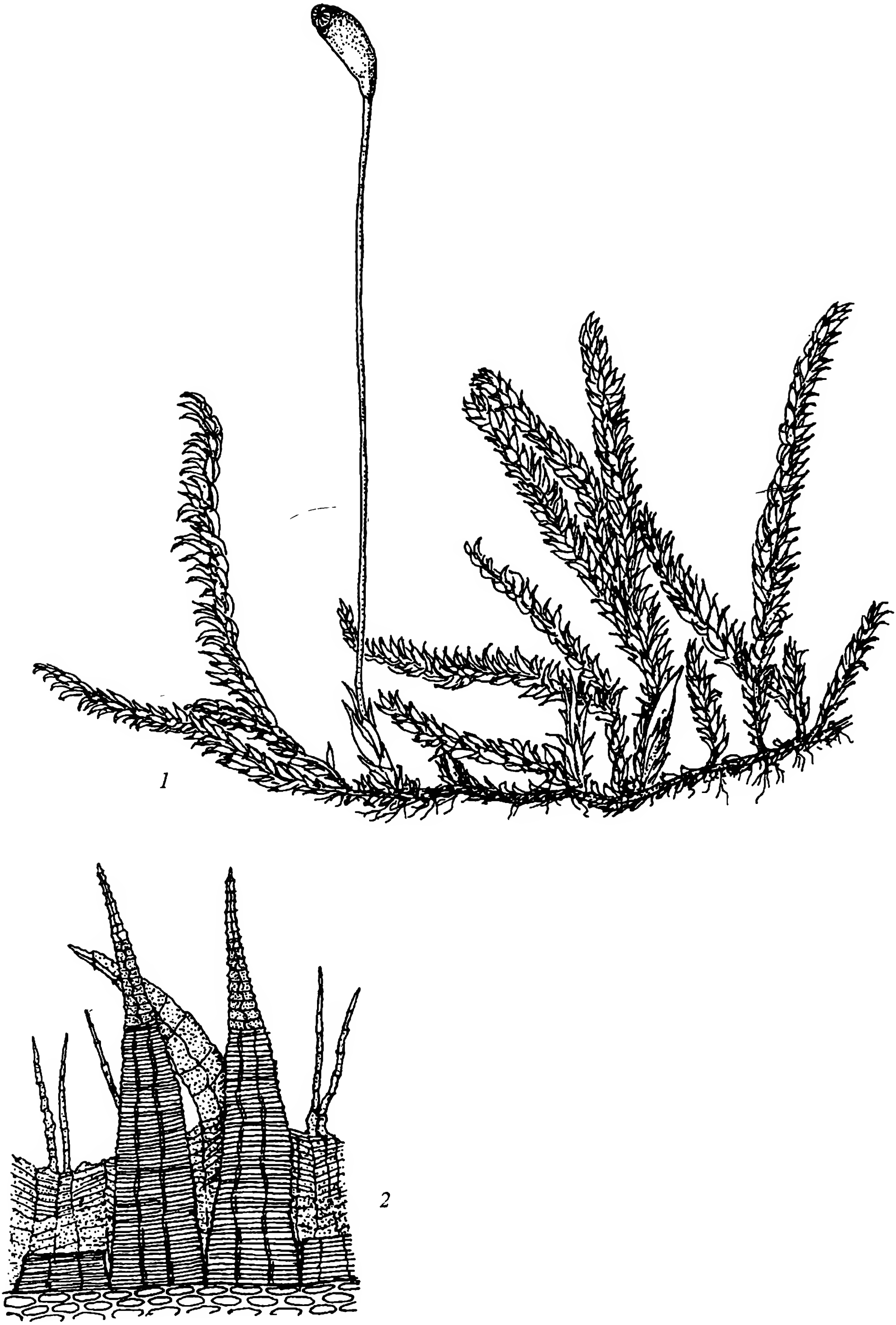


Рис. 1. *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth.
1 — общий вид, *2* — перистом.

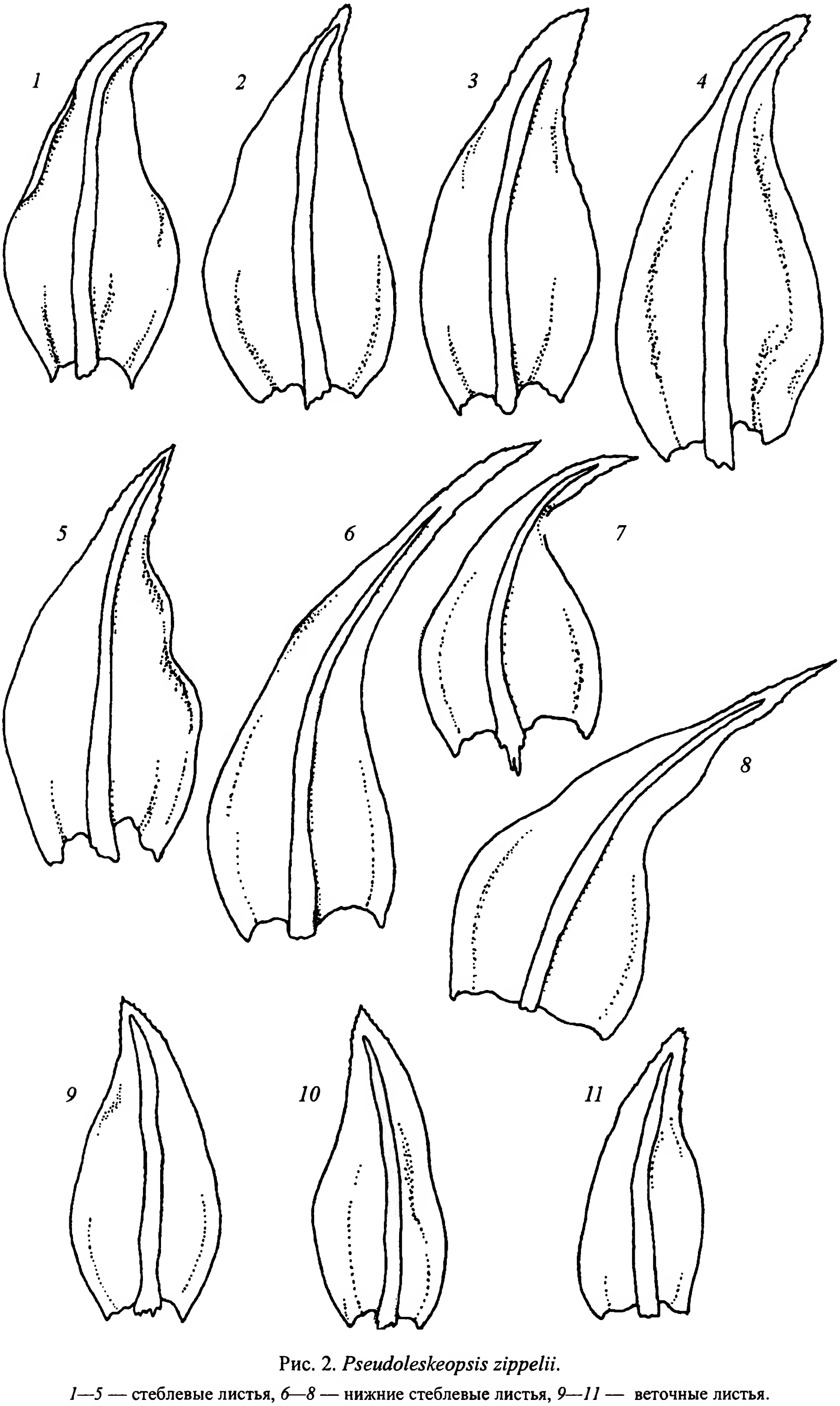


Рис. 2. *Pseudoleskeopsis zippelii.*
1—5 — стеблевые листья, *6—8* — нижние стеблевые листья, *9—11* — веточные листья.

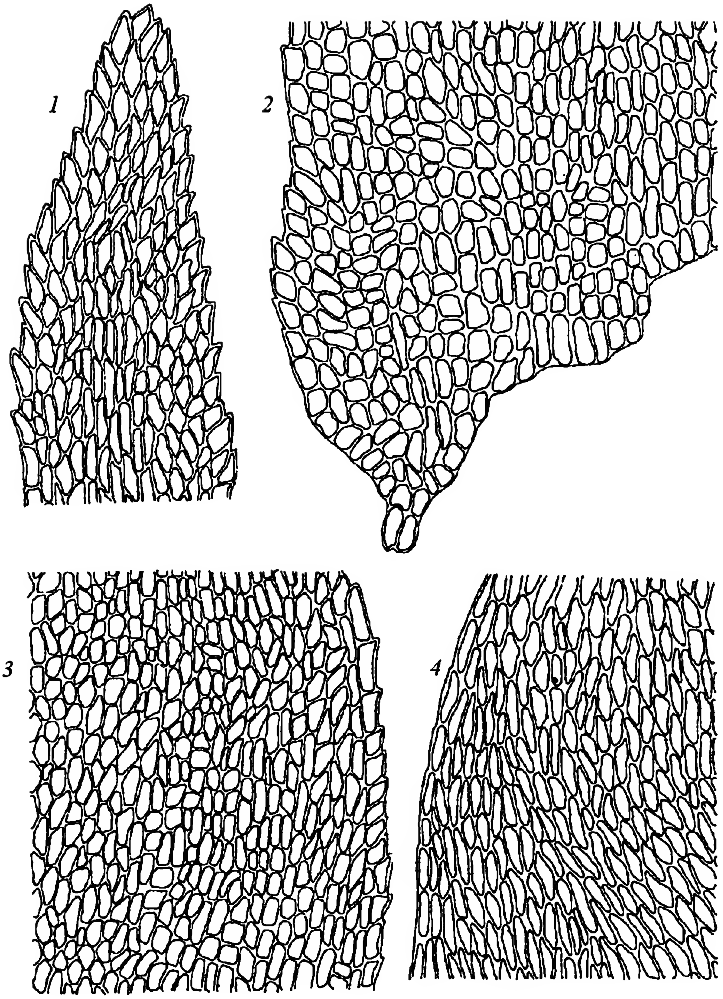


Рис. 3. *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth.

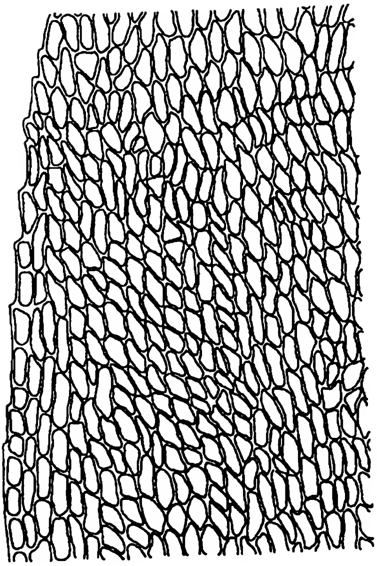
1 — клеточная сеть верхушки стеблевого листа, *2* — клетки основания стеблевого листа, *3* — клетки края и средней части веточного листа, *4* — клетки края и средней части стеблевого листа.

и хорошо развитый внутренний перистом с ресничками. Представлен род пятью видами с восточноазиатским распространением.

Pseudoleskeopsis zippelii (Dozy et Molk.) Broth., in Engl. et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1 : 1003, 1907. — *Hypnum zippelii* Dozy et Molk., Ann. Sci. Nat. Bot. 2 : 310. 1844. — *Pseudoleskeopsis orbiculata* (Mitt.) Broth., in Engl. et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1 : 1003. 1907. — *P. japonica* (Sull. et Lesq.) Iwats., J. Hattori Bot. Lab. 29 : 58, f. 2. 1966.

Дерновинки распростертые, средней густоты, темно- или желтовато-зеленые. Стебель стелющийся, 6—8 (10) см дл., неправильно, иногда неясно дважды-перистоветвящийся. Ветви до 1 см дл., сухие слабо дуговидно изогнутые. Стеблевые листья сухие рыхло прилегающие, влажные отстоящие, из широколанцетного основания постепенно вытянуты в довольно длинную узкую, иногда изогнутую верхушку; расположенные ближе к верхушке — более короткие, в общем

Рис. 4. *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth.
Клетки края и средней части стеблевого листа.



очертании яйцевидные, 1.2—1.5 мм дл. и до 0.6 мм шир., края прямые, вверху зубчатые. Жилка довольно сильная, достигает верхушки листа, буроватая. Клетки средней части листовой пластинки (стеблевых листьев) удлиненные, до 25—28 мкм дл., выпуклые; клетки верхушечной части мало отличаются от срединных, но обычно более короткие; клетки основания листа и вдоль всего края прямоугольные до почти квадратных. Веточные листья и по форме, и по размерам сходны со стеблевыми, но с более короткой, туповатой верхушкой; прямые или слегка изогнутые, нередко асимметричные, 0.6—1.2 мм дл.; края, как и у стеблевых листьев, прямые, в верхушке мелкозубчатые. Жилка нередко вверху слегка извилистая. Клетки верхней и средней частей листовой пластинки (веточных листьев) округло-шестиугольные или ромбоидальные, 15—17 мкм дл. и 6—7 мкм шир., иногда клетки средней части и основания (кроме краевых) несколько более длинные, вдоль края по всей длине листа короткие, большей частью короткопрямоугольные или квадратные. Внутренние перихециальные листья линейно-ланцетные, складчатые. Однодомный (автеция). Ножка заметно варьирует по длине, обычно 1.5—2.5 см дл. Коробочка удлиненная, слегка согнутая, почти прямостоячая или слабо наклоненная, сухая и открытая — под устьем слегка перетянутая. Крышечка коническая, с тупой верхушечкой. Перистом двойной. Зубцы наружного перистома линейно-ланцетные, густо поперечно-штриховатые в нижней половине, папиллозные вверху. Отростки внутреннего перистома линейно-ланцетные, той же длины, что и зубцы наружного перистома, на высокой основной перепонке, густо папиллозные по всей длине. Реснички развиты, довольно короткие, без придатков. Споры тонко папиллозные, до 20 мкм. Колпачок клобуковидный (рис. 1—4).

Исследованные образцы. Россия, Приморский край, Лазовский р-н, окрестности с. Чистоводное. На камнях в русле пересохшего ручья в лесу, 13 IX 1977, Л. Бардунов, В. Черданцева (IRK, дублеты VLA, LE).

Pseudoleskeopsis zippelii распространен в Японии (все крупные острова), на п-ове Корея, на Тайване, в Таиланде, на Филиппинах, по всей восточной половине Китая (Noguchi et al., 1991; Redfearn, Tan, He, 1996). Местонахождения, ближайшие к российскому, — в китайской провинции Хэйлунцзян.

Pseudoleskeopsis zippelii внешне похож на *Leskea polycarpa* и может быть принят за нее, тем более что экология обоих видов близка. У *Leskea polycarpa* клетки средней части и стеблевых, и веточных листьев более короткие — округло-многоугольные и овальные, с одной центральной папиллой, листья с двумя складками внизу. Кроме того, у внутреннего перистома *Leskea polycarpa* отсутствуют реснички.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лазаренко А. С. Листяні мохі Радянського Далекого Сходу. II // Бот. журн. АН УРСР. 1941. № 1. С. 83—125.

Ignatov M. S., *Afonina O. M.*, *Ignatova E. A.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

Noguchi A. Musci Japonici IX. The Leskeaceae // J. Hattori Bot. Lab. 1972. N 36. P. 499—529.

Noguchi A. Illustrated moss flora of Japan. Part 4. Suppl. by Z. Iwatsuki and T. Yamaguchi. Hattori Bot. Lab. 1991. P. 743—1012.

Redfearn P. L., *Tan B. C.*, *He S.* A newly updated and annotated checklist of Chinese mosses // Journ. Hattori Bot. Lab. 79. 1996. P. 163—357.

SUMMARY

The first reliable record of *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth. for Russia is reported. The previous report of the species [as *Pseudoleskeopsis orbiculata* (Mitt.) Broth.] was erroneous and should refer to *Leskea polycarpa* Hedw.

УДК 581.9 (571.17) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

**© А. Л. Эбель,[1] Т. Е. Буко,[2] С. А. Шереметова,[2]
Г. И. Яковлева,[3] А. Н. Куприянов[2]**

НОВЫЕ ДЛЯ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

A. L. EBEL, T. E. BUKO, S. A. SHEREMETOVA, G. I. YAKOVLEVA,
A. N. KUPRIJANOV. NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS FOR KEMEROVO REGION

[1] Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Тел. (3852) 52-97-90
E-mail: alex@ecos.tsu.ru
[2] Институт экологии человека СО РАН
650025 Кемерово, ул. Рукавишникова, 21
Факс (8-3842) 36-34-62. Тел. (8-3842) 28-72-89
E-mail: kupr@kemsc.ru, prezidium@kemnet.ru
[3] Кемеровский государственный университет
650043 Кемерово, ул. Красная, 6
Поступила 12.01.2007
Окончательный вариант получен 24.08.2007

Приведены сведения о местонахождениях 34 новых для Кемеровской обл. видов сосудистых растений (16 аборигенных и 18 адвентивных видов). Один вид (*Malva moschata* L.) указывается впервые для территории Сибири, один (*Sium suave* Walt.) — для Западной Сибири. Шесть родов приводятся для области впервые.

Ключевые слова: флора, новые виды, новые роды, Кемеровская обл.

Издание «Определителя растений Кемеровской области» (2001) явилось важным этапом в изучении флоры области и стимулировало новые флористические исследования данной территории. В результате экспедиционных исследований, а также обработки гербарных коллекций прошлых лет выявлены новые роды и виды сосудистых растений для Кемеровской обл.

Материалы хранятся в гербариях Кузбасского ботанического сада, Кемеровского и Томского (ТК) государственных университетов, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Названия таксонов даны с учетом сводки С. К. Черепанова (1995) и расположены в алфавитном порядке.

Новые для Кемеровской области аборигенные виды

Agrostis diluta Kurczenko. Мариинский уезд, между с. Камышенкой и с. Тундинским, осоковое болото. 17 VI 1915. Л. Уткин; Ленинск-Кузнецкий р-н, окр. с. Христиновки, топкое осоковое болото. 29 VII 1966. Л. И. Оболенцев, Л. Н. Федулина.

Недавно описанный вид из родства *A. stolonifera* L., близкий также к *A. sibirica* Petrov (Курченко, 2002). Автор вида привела широкое распространение вида в Сибири (южнее 60° с. ш.), но без указания конкретных районов. Оба процитированных экземпляра, определенные Е. И. Курченко в 2000 г., хранятся в ТК.

Allium ramosum L. Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, склон восточной экспозиции, тырсово-злаковая степь. 05 VII 2000. Г. Яковлева, И. Тарасова.

Для Западной Сибири указывается в Омской, Новосибирской областях, Республике Алтай и Алтайском крае (Фризен, 1987).

Bupleurum bicaule Helm. Промышленновский р-н, 1.5 км на северо-восток от д. Калтышино, правый коренной берег р. Танаев исток, склон южной экспозиции, разнотравно-типчаковая степь. 03 VII 2004. Г. Яковлева, И. Сайгина.

Для Западной Сибири указывается в Омской, Новосибирской областях, Алтайском крае и Республике Алтай (Пименов, 1996).

Cleistogenes kitagawae Honda. Беловский р-н, окр. с. Артышта, гора Крутая, южный склон, луговая степь. 22 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Ближайшие местонахождения этого лугово-степного вида — в предгорьях Северного Алтая и на юге Приенисейской (Средней) Сибири.

Elymus transbaicalensis (Nevski) Tzvel. Чебулинский р-н, окр. с. Чумай, гора Бухтай, склон восточной экспозиции, заросли кустарников. 07 VII 1999. Г. Яковлева, Н. Забавина; Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, склон южной экспозиции, злаковая степь. 05 VII 2000. Г. Яковлева, И. Тарасова.

Для Западной Сибири указывается в Алтайском крае и Республике Алтай (Пешкова, 1990а).

Epilobium tianschanicum Pavlov. Кузнецкий Алатау, верховья р. Ак-Мрассу, галечная отмель. 20 VII 1940. Л. Б. Колокольников (ТК, pro *E. roseum*); Кузнецкий Алатау, заповедник «Кузнецкий Алатау», гора Большой Каным, привершинная часть, берег ручья Заповедный. 04 VIII 1998. Т. Буко; Таштагольский р-н, истоки р. Мрас-Су, берег реки. 31 VIII 2001. Т. Буко, Е. Кузьмина.

В Сибири этот преимущественно среднеазиатский горный вид известен из Русского Алтая (Власова, 1996). Местонахождения в Кемеровской обл. расположены, таким образом, на северо-восточной границе ареала вида.

Festuca arundinacea Schreb. Беловский р-н, окр. с. Беково, Баятские сопки, разнотравно-злаковый суходольный луг в лощине. 27 VII 2005. А. Куприянов, Ю. Манаков.

Для Западной Сибири указывается в Курганской и Омской областях (Алексеев, 1990) и в Алтайском крае (Артемов и др., 2000).

Juniperus communis L. Яйский р-н, в 1.5 км на юго-запад от с. Ишим, пойма р. Яя, заболоченный березово-еловый лес. 22 VII 2004. Г. Яковлева, Е. Мирошниченко.

Широко распространен в Западной Сибири, но для Кемеровской обл. указывается впервые.

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, склон южной экспозиции, каменистая степь. 05 VII 1999. Н. Забавина, Г. Яковлева.

Для Западной Сибири указывается в Омской обл. и в Алтайском крае (Пешкова, 1990б).

Najas major All. Чебулинский р-н, оз. Большой Базыр, в воде. 23 VIII 2005. Г. Яковлева, С. Шереметова, Т. Буко.

Ранее для области данный род и вид не отмечались (Определитель.., 2001). Для Западной Сибири указывается в Тюменской, Омской и Новосибирской областях (Ханминчун, 1988; Доронькин, 2003).

Persicaria maculata (Rafin.) A. et D. Löve. Г. Таштагол, песчано-галечниковый берег р. Кондомы, 08 VIII 1993. Г. Яковлева, Е. Саранчин; Таштагольский р-н, окр. пос. Каз, песчано-галечниковый берег р. Каз. 16 VII 2003. М. Шкурат.; Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, песчано-галечниковый берег р. Кии. 01 IX 2005. С. Шереметова, Т. Буко.

В Сибири известны немногие местонахождения на юго-западе Иркутской обл., на юге Красноярского края, в Омской обл., в Алтайском крае и на юге Томской обл. (Тупицына, 1992; Антипова, 2003; Пешкова, 2005; Эбель, 2005б). На юге Западной Сибири вид проявляет гемерофильные свойства; вероятно, в настоящее время находится в стадии расселения.

Polygala tenuifolia Willd. Беловский р-н, окр. д. Бачаты, склон южной экспозиции, каменистая степь. 02 VIII 2001. И. Старцева; Беловский р-н, окр. с. Артышта, гора Крутая, южный каменистый склон, степь. 21 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова; там же. 11 VIII 2006. С. Шереметова, Т. Буко.

Ближайшие местонахождения, расположенные в Русском Алтае и в Хакасии, удалены на 250—300 км.

Sium suave Walt. Чебулинский р-н, в 1.5 км на юг от с. Шестаково, хвощово-осоково-вахто́вое болото. 06 VII 2001. Г. Яковлева, А. Коваль; Тисульский р-н, в 6 км на северо-запад от с. Тамбар, закустаренное осоково-моховое болото. 30 VII 2006. С. Шереметова, Г. Яковлева, Т. Буко.

Ранее был отмечен для Средней и Восточной Сибири (Пименов, 1996).

Thalictrum appendiculatum C. A. Mey. Беловский р-н, гора Крутая, окр. с. Артышта, южный склон, луговая степь. 22 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Лугово-степной вид, относительно широко распространенный на юге Сибири. Ближайшие местонахождения — на севере Алтайского края (Фризен, 1993) и на юге Томской обл. (Эбель, 2005а).

Urtica galeopsifolia Wierzb. ex Opiz. Промышленновский р-н, в 6 км на восток от с. Журавлево, зарастающая сырая лесная дорога 05 VII 2004. Г. Яковлева, И. Сайгина.

Для Западной Сибири указывается в Томской, Новосибирской областях и Алтайском крае (Гельтман, 1992). Вид довольно обычен на юге соседней Томской обл.

Urtica sondenii (Simm.) Avror. ex. Geltm. Прокопьевский р-н, окр. ст. Зеньково, правый берег р. Маганак, по сырому берегу. 18 VII 2002. Е. Манохина.

Во «Флоре Сибири» (Гельтман, 1992) вид приводится для Кемеровской обл., но в «Определитель...» (2001) он не включен.

Новые для Кемеровской области адвентивные виды

Abutilon theophrasti Medik. Крапивинский р-н, с. Ажендарово, сорное в огороде. 19 VII 1982. Г. Яковлева.

В Сибири вид впервые отмечен в 1997 г. в Алтайском крае (Терехина, Копытина, 1999; Эбель, 2001) и Иркутской обл. (Зарубин и др., 2000). Является представителем нового рода для флоры Кемеровской обл.

Acinos arvensis (Lam.) Dandy. Топкинский р-н, г. Топки, пустырь. 29 VII 2005. О. Липина; Беловский р-н, Северный отвал Бачатского угольного разреза, на заросшей дороге. 20 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Синантропное растение, спорадично распространенное на юге Западной Сибири. Является представителем нового рода для флоры Кемеровской обл.

Amethystea caerulea L. Беловский р-н, окр. пос. Степной, сорное в посевах. 25 VIII 1998. Г. Яковлева; 19 VIII 1995. Т. Лопатина; Промышленновский р-н, окр. с. Журавлево, сорное в посевах у дороги. 05 VII 2004. Г. Яковлева.

Вид относится к «специфическим сорнякам Сибири» (Голубинцева, 1936). Широко распространен, в частности, в Русском Алтае и Хакасии. Ближайшие местонахождения — в окр. Новосибирска (Фризен, 1997) и в Томске (Эбель, 2005б). Является представителем нового рода для флоры Кемеровской обл.

Atriplex hortensis L. Кемеровский р-н, д. Креково, в огороде. 21 VIII 1999. Г. Яковлева.

Широко распространен в Западной Сибири, для Кемеровской обл. приводится впервые.

Bellis perennis L. Тисульский р-н, в 2 км к западу от пос. Новый Берикуль, разнотравно-злаковый луг. 02 VII 1978. М. В. Олонова, И. А. Лагунова (TK).

Дичающий из культуры вид. Для Сибири был отмечен без указания конкретных районов распространения (Шауло, 1997); позднее указан для Новосибирской обл. (Определитель.., 2000) и Алтайского края (Определитель.., 2003). Является представителем нового рода для флоры Кемеровской обл.

Carduus acanthoides L. Беловский р-н, Караканский хребет, на отвалах. 19 VII 2006; Новокузнецкий р-н, окр. с. Листвяги, на отвалах угольного разреза. 22 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова; г. Кемерово, сосновый бор, южный лугово-степной склон. 27 VII 2006. А. Эбель.

Отмечен также в Беловском р-не возле Беловского водохранилища и в Кемеровском р-не в окр. с. Ягуново. Вид отсутствует в сводке «Флора Сибири» (Жирова, 1997), однако для Сибири ранее был отмечен в Курганской обл. (Федотова, 1988). Будучи непоедаемым скотом растением (вследствие своей значительной «колючести»), являясь типично пасквальным (пастбищным) сорняком, нередко образует сплошные заросли на сбитых пастбищах, вдоль скотопрогонных троп, возле мест водопоя скота и т.п.

Centaurea pseudomaculosa Dobrocz. Чебулинский р-н, устье р. Серта, остепненный луг. 24 VII 1994. Т. Невзоров, Г. Алябьева; Чебулинский р-н, окр. с. Шестаково, бугры на берегу р. Кии, ковыльная степь. 23 VIII 2005. С. Шереметова, Т. Буко, Г. Яковлева.

В Сибири вид растет естественно, вероятно лишь в наиболее юго-западных районах — Курганская (Жирова, 1997) и Омская области (Бекишева и др., 2003). Как заносное растение отмечен для Читинской обл. (Жирова, 1997), Алтайского края (Камелин и др., 2001), юга Новосибирской и Томской областей.

Juncus tenuis Willd. Междуреченский р-н, Кузнецкий Алатау, хр. Тигиртиш, пойма р. Амзас, вдоль дороги. 16 VII 2002. Т. Буко, О. Барышева, В. Берсенева, Ю. Манаков.

Заносное растение, приведенное местонахождение ограничивает западное распространение вида в Сибири (Ковтонюк, 2005).

Lepidium affine Ledeb. Беловский р-н, окр. с. Мохово, рекультивированные отвалы разреза Моховский (с нанесением плодородного слоя). 20 VII 2005. А. Заушинцена, Т. Соболева.

Для Западной Сибири указывается только в Горном Алтае (Никифорова, 1994).

Lotus ucrainicus Klok. Юргинский р-н, окр. с. Проскоково, поляна в березовом лесу. 29 VIII 1972. Р. Смутило; Беловский р-н, окр. д. Дуброво, остепненный злаково-разнотравный луг. 08 VIII 2002. О. Бесчеткова; Топкинский р-н, окр. пос. Шишино, суходольный луг. 11 VIII 2002. О. Тростина; Мариинский р-н, окр. разъезда Антибесский, на зарастающей дороге. 08.08.2003. Шимун И.; г. Юрга, вдоль дороги. 19 VIII 2006. С. Шереметова; г. Юрга, луг возле автовокзала. 28 VII 2006. А. Эбель.

Ранее вид был известен из наиболее западных районов Сибири — Курганская, Омская и Тюменская области (Курбатский, 1994), где является, вероятно, естественным компонентом флоры (Бекишева, 2005). С середины 1990-х годов вид собирали (уже как заносное растение) в Алтайском крае (Силантьева, Усик, 1999; Усик, 2005) и на юге Томской обл. (Эбель, 2005б). Вид указан также для юга Красноярского края (Антипова, 2003). Является представителем нового рода для флоры Кемеровской обл.

Malva moschata L. Г. Кемерово, сорное по обочине дороги. 12 VIII 2000. Г. Яковлева.

В России указывается для европейской части и Дальнего Востока (Оляницкая, Цвелёв, 1996; Майоров, 2006). Для Сибири указывается впервые.

Medicago × varia T. Martyn. Крапивинский р-н, гора Елбак, в посеве пшеницы. 18 VII 2006; Беловский р-н, Северный отвал Бачатского угольного разреза, на заросшей дороге. 20 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Имеет гибридное происхождение (*M. falcata* L. × *M. sativa* L.). В Сибири ранее была отмечена в Алтайском крае (Силантьева и др., 2003).

Oenothera villosa Thunb. Новокузнецкий р-н, окр. с. Листвяги, на отвалах угольного разреза. 22 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Вид широко распространен в Алтайском крае; имеются также немногочисленные сборы из Республики Алтай, с юга Томской обл. и с юга Красноярского края (Эбель, 2006).

Poa compressa L. Беловский р-н, Северный отвал Бачатского угольного разреза, на заросшей дороге. 20 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

В Сибири этот заносной вид был отмечен ранее в Иркутской обл. (Олонова, 1990), а в последнее время — на юге Томской обл. (Олонова, 2003).

Sedum acre L. Г. Тайга, обочина дороги. 15 VII 1984. Л. Сергеев; г. Кемерово, Рудничный р-н, обочина дороги. 21 VII 2003. Г. Яковлева.

Дичающий из культуры вид. Данное местонахождение является наиболее восточным для вида (Пешкова, 1994).

Setaria faberi Herrm. Новокузнецкий р-н, между селами Атаманово и Боровково, обочина дороги. 24 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

Этот восточно-азиатский вид в Сибири обнаружен впервые в 1995 г. на Алтае, где уже известно около 10 местонахождений в Алтайском крае и Республике Алтай (Пяк и др., 2000; Пяк, Эбель, 2001; Эбель, 2001; Силантьева и др., 2003; Эбель, Эбель, 2005). В 2005 г. вид обнаружен в Томске (Эбель, 2005б).

Setaria pycnocoma (Steud.) Henrard ex Nakai. Крапивинский р-н, гора Елбак, в посеве пшеницы. 18 VII 2006; Беловский р-н, Караканский хребет, на заросшей грунтовой дороге. 19 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

В Западной Сибири этот вид из комплекса *S. viridis* (L.) Beauv. зарегистрирован в Алтайском крае (Пяк, Эбель, 2001).

Spergula arvensis L. Беловский р-н, Караканский хребет, на заросшей грунтовой дороге. 19 VII 2006. А. Эбель, Ю. Манаков, Ю. Шереметова.

В «Определителе...» (2001) вид приводится без указания конкретных местонахождений, как растение, возможно встречающееся на севере области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Семейство *Poaceae* — Мятликовые. Род *Festuca* — Овсяница // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 130—162.

Антипова Е. М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: Конспект. Красноярск, 2003. 464 с.

Артемов И. А., Королюк А. Ю., Макунина Н. И. Флористические находки в Алтайском крае // Turczaninowia. 2000. Т. 3. № 1. С. 58—60.

Бекишева И. В., Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г. и др. Флористические находки в Омской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 146—150.

Бекишева И. В. Лядвенец украинский // Красная книга Омской области. Омск, 2005. С. 331.

Власова Н. В. Семейство *Onagraceae* — Кипрейные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 106—120.

Гельтман Д. В. Семейство *Urticaceae* — Крапивные. Род *Urtica* — Крапива // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 76—81.

Голубинцева В. П. Специфические сорняки Сибири // Тр. Биологич. н.-иссл. и-та. Томск, 1936. Т. 2. С. 170—228.

Доронькин В. М. *Geraniaceae* — *Cornaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 2003. Т. 14. С. 71—78.

Жирова О. С. Семейство *Asteraceae* — Астровые. Род *Centaurea* — Василек // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 231—240.

Зарубин А. М., Барицкая В. А., Янчук Т. М. Новые адвентивные растения из семейств *Malvaceae* и *Solanaceae* в Иркутске // Turczaninowia. 2000. Т. 3. № 1. С. 54—55.

Камелин Р. В., Шмаков А. И., Смирнов С. В. и др. Дополнения к флоре Алтая // Turczaninowia. 2001. Т. 4. № 4. С. 79—85.

Ковтонюк Н. В. Семейство *Juncaceae* — Ситниковые // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев и др. Новосибирск, 2005. С. 259—263.

Курбатский В. И. Семейство *Fabaceae* — Бобовые. Род *Lotus* — Лядвенец // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 168—170.

Курченко Е. И. Критические заметки о полевицах группы *Agrostis stolonifera*: новый вид *A. diluta* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 85. № 5. С. 115—121.

Майоров С. Р. Семейство *Malvaceae* — Мальвовые // Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 361—364.

Никифорова О. Д. Семейство *Brassicaceae* — Капустовые. Род *Lepidium* — Клоповник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 138—144.

Олонова М. В. Род *Poa* — Мятлик // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 163—186.

Олонова М. В. Новые местонахождения *Poa compressa* L. на территории Сибири // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. Томск, 2003. Вып. 93. С. 11.

Оляницкая Л. Г., Цвелёв Н. А. Семейство *Malvaceae* — Просвирниковые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 231—255.

Определитель растений Алтайского края / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2003. 634 с.

Определитель растений Кемеровской области / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2001. 477 с.

Определитель растений Новосибирской области / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2000. 492 с.

Пешкова Г. А. Семейство *Poaceae* — Мятликовые. Род *Elymus* — Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990а. Т. 2. С. 17—31.

Пешкова Г. А. Семейство *Poaceae* — Мятликовые. Род *Leymus* — Колосняк // Флора Сибири. Новосибирск, 1990б. Т. 2. С. 41—53.

Пешкова Г. А. Семейство *Crassulaceae* — Толстянковые. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152—168.

Пешкова Г. А. Семейство *Polygonaceae* — Гречишные // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев и др. Новосибирск, 2005. С. 61—69.

Пименов М. Г. Семейство *Apiaceae* — Сельдерейные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123—194.

Пяк А. И., Эбель А. Л. Материалы к флоре Алтая // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 86—94.

Пяк А. И., Эбель А. Л., Эбель Т. В. Новые и редкие виды растений во флоре Алтайского края и Республики Алтай // Krylovia (Сибирский ботанический журнал). 2000. Т. 2. № 1. С. 67—72.

Силантьева М. М., Усик Н. А. Дополнение к флоре Алтайского края // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 1. С. 27—30.

Силантьева М. М., Эбель А. Л., Эбель Т. В. Флористические находки в Алтайском районе Алтайского края // Turczaninowia. 2003. Т. 6. № 2. С. 42—50.

Терехина Т. А., Копытина Т. М. Новые и редкие для флоры Алтайского края заносные растения // Turczaninowia. 1999. Т. 2. № 3. С. 24—27.

Тупицына Н. Н. Семейство *Polygonaceae* — Гречишные (рода *Aconogonon, Bistorta, Fallopia, Knorringia, Persicaria, Polygonum, Truellum*) // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 109—135.

Усик Н. А. Флористические находки на Алтае // Turczaninowia. 2005. Т. 8. № 2. С. 35—40.

Федотова К. П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

Фризен Н. В. Семейство *Liliaceae* — Лилейные. Род *Allium* — Лук // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 55—96.

Фризен Н. В. Род *Thalictrum* — Василисник // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 198—206.

Фризен Н. В. Род *Amethystea* — Аметистея // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 160—161.

Ханминчун В. М. Семейство *Najadaceae* — Наядовые. Род *Najas* — Наяда // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 108—109.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шауло Д. Н. Род *Bellis* — Маргаритка // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 20.

Эбель А. Л. Адвентивная флора Алтайского района (Алтайский край) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 112—124.

Эбель А. Л. Дополнения к флоре Томской области // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 7. С. 1120—1131.

Эбель А. Л. О флоре северо-восточных окрестностей города Томска // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 2005б. С. 108—109.

Эбель А. Л. О некоторых редких видах растений во флоре юга Средней Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета. Томск, 2006. Вып. 97. С. 1—9.

Эбель А. Л., Эбель Т. В. О некоторых новых и редких видах флоры Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. / Под ред. А. Н. Куприянова. Кемерово, 2005. Вып. 11. С. 93—97.

SUMMARY

The data on localities of 34 species of vascular plants new to Kemerovo Region are reported, 16 of them being aboriginal and 18 adventive. One species (*Malva moschata* L.) is for the first time recorded for Siberia, and one species (*Sium suave* Walt.) for the West Siberia. Six genera are new for Kemerovo Region.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 579 : 58

© **В. П. Никитин**

О НОВОСИБИРСКИХ ПАЛЕОКАРПОЛОГИЧЕСКИХ КОЛЛЕКЦИЯХ

V. P. NIKITIN. ON PALAEOCARPOLOGICAL COLLECTIONS IN NOVOSIBIRSK

ОАО Новосибирскгеология
630099 Новосибирск, ул. Романова, 28
E-mail: nikitin-vp@yandex.ru
Поступила 10.12.2007

Рассмотрена история создания новосибирских палеокарпологических коллекций.
Ключевые слова: коллекции, палеокарпология, Сибирь.

Палеокарпологическое изучение фанерозоя России было начато еще в 1920-е годы в Воронеже П. А. Никитиным (1890—1950 гг.) и в 1930-е годы продолжено (в рамках только кайнофита и на территории Западной Сибири) в Томске, на кафедре систематики высших растений Томского университета (Никитин, 1935, 1938, 1940). В 1939 г. по его инициативе и под его руководством в Новосибирске, в Западно-Сибирском геологическом управлении (ЗСГУ, позднее переименованном в Новосибирское территориальное ГУ, затем в Новосибирское производственное геологическое объединение, ныне ОАО «Новосибирскгеология») был организован палеокарпологический кабинет (Никитин, 1939; Балуева, Никитин, 1982). Организатор кабинета привез с собой собранные в начале 1930-х годов палеокарпологические коллекции из многих местонахождений по берегам Оби, Иртыша, Томи и их притоков. Большой приток коллекционного материала в довоенные и военные годы связан с именами В. А. Николаева, М. П. Нагорского, В. А. Хахлова, В. П. Казаринова, Л. А. Рагозина, С. В. Сухова и др.; к 1937—1947 гг. относятся личные сборы П. А. Никитина в окрестностях г. Томска (Лагерный Сад, обнажения по р. Большой Киргизке), по Томи на участке Новокузнецк—Томск, в Среднем Приобье и в Омско-Тарском Прииртышье.

Широко развернувшиеся в послевоенные годы геологоразведочные работы обусловили большой объем палеокарпологических исследований. К этому времени в активную исследовательскую работу включилась Г. А. Балуева, после кончины П. А. Никитина возглавившая лабораторию, а на технической обработке проб было занято 2—3 лаборанта. Максимальной численности (и соответственно максимального притока палеокарпологической информации, в том числе и в форме собственно коллекций) лаборатория достигла к середине 1960-х годов, когда ее штат составил 18 человек. Определение ископаемых семян и плодов выполнялось Р. А. Соболевой, А. И. Поломошновой, З. И. Мухортовой, Г. А. Балуевой и В. П. Никитиным, причем двое последних параллельно вели тематические работы (НИР). Превосходные коллекции в 1950-е и начале 1960-х годов были получены по южным и центральным районам Западной Сибири; особо следует отметить материалы, доставленные В. А. Мартыновым, коллекции, полученные из сборов М. Г. Горбунова с рек Тавды и Тыма и из других местонахождений, а также очень интересные коллекции, собранные самими новосибирскими палеокарпологами в ходе специальных тематических экспедиций (обнажения по Оби, Томи и Иртышу, береговые разрезы-яры Васюгана и Тыма, керн ряда опорных скважин). В конце 1960-х годов по инициативе Ю. П. Барановой новосибирские палеокарпологи охватили своими исследованиями ряд районов Восточной Сибири и Крайнего Северо-Востока России (Баранова и др., 1970; Бискэ и др., 1971; Никитин, 1976, 1979а—г, 2006, 2007). В это время коллекционный фонд «Новосибирскгеологии» пополнился ценнейшими материалами из восточных районов Азиатской России (уникальные, частично опубликованные коллекции из Мамонтовой Горы на Алдане и некоторых других разрезов Центральной и Северной Якутии, ряд интереснейших ископаемых флор с территории Магаданской обл., Чукотки и Камчатки).

К сожалению, начавшееся в дальнейшем неуклонное сокращение объема региональных геологических (в первую очередь геолого-съемочных) работ в России привело к заметному уменьшению притока палеонтологической вообще и палеокарпологической в частности информации, что не могло не отразиться и на численности палеонтологов. В итоге штат палеокарпологической лаборатории постепенно сокращался: к началу 1970-х годов осталось 7 человек, к 1980 г. — 3 человека... Уже в середине 1980-х годов вся нагрузка по выполнению палеокарпологических исследований, от приемки и ситовой отмывки проб до составления и оформления рабочих коллекций и машинописных работ, легла на плечи автора — последнего палеокарполога «Новосибирскгеологии» и последнего специалиста по третичным флорам в системе Министерства природных ресурсов Российской Федерации.

Таким образом, коллекционный фонд палеокарпологической лаборатории формировался на протяжении почти 80 лет. Новосибирская группа палеокарпологов до начала 1950-х годов была единственной в СССР, в 1950—1980 годы это была крупнейшая в стране лаборатория, а после того, как в 1985 г. в Ленинграде скончался выдающийся отечественный ученый П. И. Дорофеев, она осталась единственной действующей палеокарпологической ячейкой, владеющей материалами по третичным карпоидам Северной Азии. Всего на этой территории новосибирскими палеокарпологами изучено не менее 1000 местонахождений. Общее количество ископаемых флор кайнозоя, составляющих коллекционный фонд «Новосибирскгеологии», достигает 5 тысяч, а количество единиц хранения измеряется восьми- или девятизначной цифрой. Здесь идентифицировано свыше 2000 таксонов (в эоцене — до 250 таксонов, в олигоцене — до 800, в миоцене — около 1600, в плиоцене — более 650 и в квартере — почти 900). Этот фонд значительно богаче основного коллекционного фонда БИН РАН.[1] К услугам западносибирского палеокарпологического фонда в свое время прибегали и отечественные, и зарубежные исследователи, и нет сомнения, что научная и практическая ценность этой уникальной коллекции далеко выходит за региональные рамки.

Наиболее ценную часть коллекционного фонда палеокарпологической лаборатории «Новосибирскгеологии» представляют западносибирские коллекции кайнозойского возраста (каталоги этих коллекций — Никитин, 1998, 2000; Никитин, Афанасьев, 2005, — подготовленные в ходе тематических работ 1996—2005 гг., хранятся в Росгеолфонде, в Томском и Новосибирском геологических фондах Регионального агентства по недропользованию по Сибирскому федеральному округу).[2] Можно без преувеличения сказать, что на территории земного шара нет другого региона, где отложения палеогена и неогена были бы столь детально изучены палеокарпологическим методом, а в условиях Западной Сибири нет ни одного биостратиграфического метода, кроме палеокарпологии, который позволил бы вплотную подойти к выделению дробных региональных стратонов в континентальном кайнозое (западносибирский рюпель, например, удалось расчленить на четыре интервал-зоны).

---

[1] Крупнейшая в системе бывшей АН СССР палеокарпологическая коллекция Ботанического института им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге насчитывала, по разным данным, не более 600 номеров коллекций (Ильинская, Цвелёв, 1986) или же порядка 1000 номеров (А. В. Хваль, личное сообщение). Таким образом, окончательная инвентаризация фонда еще предстоит.

Кайнозойские отложения колоссальной территории, лежащей к востоку от Енисея, изучены значительно слабее, и на Северо-Востоке России семенные комплексы удается сегодня датировать в лучшем случае с точностью до яруса, а чаще до подотдела.

В моей книге (Никитин, 1969) достаточно подробно изложены принципы формирования коллекционного фонда лаборатории (с. 34—36, 38—40): каждый вид, входящий в состав ископаемого семенного комплекса (ископаемой флоры и соответственно будущей коллекции), фиксировался в карточном каталоге находок ископаемых диаспоридиев, а сами ископаемые упаковывались в желатиновые капсулы, остатки каждого вида — отдельно. В капсулу помещалась миниатюрная этикетка, на которой системой *условных индексов* (см. ниже) обозначены адрес ископаемой флоры и порядковый коллекционный номер данного таксона. Капсулы размещались в этикетированных спичечных коробках по 10—15 штук вместе. Серия спичечных коробок, содержащая коллекцию ископаемой флоры, в сопровождении систематического списка последней упаковывалась в большую стандартную коробку из плотного картона, снабженную порядковым номером, регистрировалась в журнале и направлялась в хранилище.

В начале 1950-х годов в *условных индексах* коллекций было принято полностью указывать год обработки образца, номер горной выработки обозначать римскими цифрами, указывать начальную и конечную глубину интервала отбора и номер образца. В результате получались неудобочитаемые индексы типа Ст.1953-XLIX-252,0-255,5-24 или Коч.1954-MCCXII-18,6-21,1-1 (а ведь этикетки с такими индексами надо было помещать в каждую миниатюрную желатиновую капсулу!). Конечно, эти индексы следовало максимально упростить (было принято соответственно: Ст.53-49-252 и Коч.54-1212-18,6), а в капсулах остаются старые полные этикетки, заменять их слишком сложно и едва ли целесообразно. То же касается и списков коллекций, вложенных в коробки: их необходимо было сохранить, поскольку они документируют каждую капсулу (если, к примеру, в списке коллекции с условным индексом Коч.1954-MCCXII-18,6-21,1-1 под номером 7 значится *Larix* sp., то и в капсуле с этикеткой 7. Коч.1954-MCCXII-18,6-21,1-1 лежат остатки этой самой *Larix*); вместе с тем номенклатура старых списков безнадежно устарела.

---

[2] При составлении каталогов каждая коллекция была подвергнута выборочной ревизии (устранены недостоверные и уточнены мало достоверные определения, номенклатура ископаемых растений приведена в соответствие с современными требованиями, уточнено авторство отдельных таксонов, выверены авторство и транскрипции фамилий авторов видовых эпитетов и т. д.), после чего составлялся уточненный список ее состава. Одновременно заново были пересмотрены датировки всех коллекций, вошедших в каталоги, с учетом новейшей геологической, палеонтологической (палинология, микро- и макрофауна), геофизической (в частности, магнитостратиграфической) и т. п. информации. К сожалению, публикация названных каталогов в настоящее время невозможна в связи с большим объемом (свыше 2000 страниц убористого компьютерного текста).

Катастрофическое состояние палеонтологических коллекций во всех геологических организациях уже к началу 1990-х годов стало предметом специального рассмотрения во Всесоюзном палеонтологическом обществе, и президент общества, академик Б. С. Соколов, обратился в Мингео СССР и его учреждения с письмом (№ 91 от 21.07.1990 г.), в котором подчеркнул, что коллекции эти представляют собой национальное достояние, и утрата материала, накопленного трудом не одного поколения палеонтологов, окажется невосполнимой. Тому же вопросу было посвящено специальное заседание коллегии Госкомприроды СССР, рекомендовавшей всем ведомствам усилить ответственность «за сохранность палеонтологических коллекций, которые находятся в их распоряжении, исключив возможность использования их в коммерческих и иных ненаучных целях» (протокол № 5 от 26.04.1990 г.).

В конце 1990-х годов была опубликована заметка С. Г. Жилина (Zhilin, 1998), в которой выражалась серьезная обеспокоенность судьбой западносибирских палеокарпологических коллекций в связи с осуществляемой приватизацией «Новосибирскгеологии». Уже тогда было ясно, что в обозримом, если не в ближайшем, будущем собственно геология в ОАО прекратит свое существование, а все еще сохранившееся недвижимое и движимое его имущество будет пущено в коммерческий оборот.

Учитывая состояние и перспективы палеонтолого-стратиграфических исследований в системе Министерства природных ресурсов России, в 1998 г. было принято решение передать коллекции «Новосибирскгеологии» в Лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, где палеокарпологические исследования продолжаются и, надо надеяться, будут продолжаться. Таким образом, сегодня фонд палеокарпологических коллекций БИН РАН не имеет себе равных в мире, и эти коллекции доступны теперь для изучения российским и зарубежным исследователям. Естественно, окончательная инвентаризация и каталогизация этого фонда еще предстоят. На временном хранении в Новосибирске остаются пока сравнительно немногочисленные коллекции, обработанные после 1998 г., а также необходимая для повседневной работы автора так называемая эталонная коллекция, небольшая по объему, но содержащая ряд голотипов; если зыбкой надежде автора на возрождение новосибирской школы палеокарпологов не суждено будет осуществиться, то эти коллекции со временем также будут переданы в БИН.

Недавно была опубликована монография, которая могла бы служить своеобразным путеводителем по новосибирским коллекциям в БИН РАН (Никитин, 2006). В книге описаны и изображены на 24 таблицах 1340 ископаемых диаспоридиев 283 видов цветковых растений, диагностированных в палеогене и неогене Западной Сибири и Северо-Востока России. В ней выделено 11 новых родов, 129 новых видов, 3 секции и 2 вариетета, приведены список и картосхема местонахождений 147 семенных комплексов, условные индексы которых упомянуты в работе. На основе тщательного анализа огромного фактического материала сделана попытка детально проследить историю развития флоры и растительности Сибири и Северо-Востока России на протяжении позднего палеогена и неогена. Намечены рубежи смены крупных флористических этапов и более дробные стадии эволюции флоры и растительности — типы флор и флористические уровни, что позволило внести существенные уточнения в стратиграфические схемы континентальных третичных отложений Западно-Сибирской равнины (Унифицированные.., 2001).

После выхода из печати упомянутой монографии (Никитин, 2006) И. А. Ильинская и А. В. Хваль обратили внимание автора на досадное упущение: к сожалению, Расшифровка условных индексов коллекций, упомянутых в книге В. П. Никитина, 2006

Условный индекс коллекции	Свита	Административно-территориальное положение	Местонахождение	Горная выработка, интервал	Колл. № БИН
B.Y.-20	Абросимовская	Томская, Каргасокский	Урочище Компасский Бор на пр. бер. р. Тым	Обн. Белый Яр, выс. 1.5 м	Н328
517-8	Квартер	Тюменская	Иртыш (точной привязки нет)	Обн. 517, инт. не указан	Н235
Kire	Киреевская	Томская, Кожевниковский	Пос. Киреевск на пр. бер. Оби	Обн. б/н, инт. не указан	Н476
Klp.1098-3	Абросимовская	Томская, Томский	Пр. бер. Оби ниже с. Поздняково	Обн. 1098 («Черный Яр»), выс. 0.8 м	Н514
Klp.661-1	»	Томская	Обь (точной привязки нет)	Обн. 661, инт. не указан	Н564
Krt.-2	Бещеульская	Омская, Муромцевский	С. Карташово на пр. бер. Иртыша	Обн. Krt, выс. 1—2 м	Н582
Lag. I	Новомихайловская	Томская, Томский	Пр. бер. Томи, южная окраина Томска	Обн. Лагерный Сад, инт. не указан	Н639
Lag.II	Лагернотомская	Томская, Томский	Пр. бер. р. Томь, южная окраина Томска	Обн. Лагерный Сад, инт. не указан	Н640
Tnt.-1	Абросимовская	Омская, Тарский	Д. Танатово на пр. бер. Иртыша	Обн. Tnt, инт. не указан	Н904
Tv.62	Новомихайловская	Тюменская, Тюменский	Пр. бер. р. Тавда выше с. Ниж. Пристань	Обн. Антроповский Яр	Н914
Vrn-M	Киреевская	Томская, Кожевниковский	Лев. бер. Оби ниже с. Вороново	Обн. В.Я.I, выс. 0—3 м	Н989
Wah.72	Новомихайловская	Тюменская	Р. Вах (точной привязки нет)	Обн. б/н, инт. не указан	Н997
Σ(4) Kzh	Бещеульская	Томская, Кожевниковский	У пос. Заобский на лев. бер. Оби	Обн. б/н, выс. 0—3 м	Н1039
Ар.65-1-33.8	Лагернотомская	Томская, Зырянский	Д. Дубовка	Скв. 1, гл. 33.8—34.2 м	Н1120
Бкс.57-1-213.7	Юрковская	Новосибирская, Коченевский	С. Лесная Поляна	Скв. 1, гл. 213.7 м	Н1249
Бкс.57-1-221.6	»	Там же	Там же	Там же, гл. 221.6 м	Н1250
Бкс.57-2-195.3	Атлымская	Новосибирская, Колыванский	С. Кочетовка	Скв. 2, гл. 195.3 м	Н1219
Бкс.57-3а-160	Новомихайловская	Там же	С. Пихтовка	Скв. 3а, гл. 160.0 м	Н1224
Бкс.57-3а-204	Юрковская	» »	Там же	Там же, гл. 204.0 м	Н1227
Бкс.57-6-173.2	»	» »	С. Юрковка	Скв. 6, гл. 173.2—178.0 м	Н1243
Бкч.62-9к-172	»	Томская, Бакчарский	Д. Чумакаевка, 10 км к В	Скв. 9-к, гл. 172 м	Н1264
Бор.64-9-161.3	Новостаничная	Алтайский, Павловский	С. Боровиковка	Скв. 9, гл. 161.3 м	Н1281
Вс.64-1-М-154	Юрковская	Томская, Чаинский	С. Петрово, пр. бер. Оби	Скв. 1-м, гл. 154.0 м	Н1473
Вас.75-11-93.5	Новомихайловская	Омская, Тарский	Д. Осиновка	Скв. 11, гл. 93.5—94.0 м	Н1421
Г.Г.62-70-114.5	Киреевская?	Новосибирская, Куйбышевский	С. Ярково, пр. бер. р. Ича	Скв. 70, гл. 114.5 м	Н1510
Гм.59-Б.Я.-5	Новомихайловская	Томская, Каргасокский	Урочище Компасский Бор на р. Тым	Обн. Белый Яр, инт. не указан	Н1537
Г.Т.56-5-42.3-6	Тавдинская	Павлодарская (Казахстан)	Г. Ермак, 15 км к СЗ	Скв. 5, гл. 42.3—45 м	Н1516

Ек.89-125-193	Атлымская	Омская, Тарский	С. Екатерининское.	Скв. 125, гл. 193.0—194.0 м	Н1606
Ик.66-1-45	Бещеульская	Омская, Называевский	С. Лебяжье	Скв. 1, гл. 45.0 м	Н1756
Ин.-9	Нижнеинтахская толща	Республика Саха (Якутия)	Момский прогиб (бассейн Индигирки)	Обн. 9, инт. не указан	Н1792
Инд.65-2-101	Абросимовская	Новосибирская, Убинский	С. Александро-Невское, 1.2 км к СЗ	Скв. 2, гл. 101.0—102.0 м	Н1818
Иш.62-246-51	»	Омская, Усть-Ишимский	С. Романово, пр. бер. Иртыша	Обн. 246, гл. 51.0—53.0 м	Н1828
Иш.62-251-47	»	Там же	С. Новоникольское, пр. бер. Иртыша	Обн. 251, гл. 47.0—47.3 м	Н1829
Кир.57-7к-152	Лагернотомская	Томская, Кожевниковский	Пос. Барханский	Скв. 7-К, гл. 152—153 м	Н200
Крг.61-233-251	Юрковская	Новосибирская, Краснозерский	Пос. Октябрьский, 2 км к Ю	Скв. 233, гл. 251.0—253.0 м	Н2263
Крг.77-14-310	Тавдинская	Новосибирская, Каргатский	Д. Кольцовка, 9 км к ЗЮЗ	Скв. 14, гл. 310.0 м	Н2267
Крс.2000-4-273	Атлымская	Алтайский	Сев. бер. оз. Песчаное близ с. Новопесчаное	Скв. 1, гл. 273 м	Н2286
К.Я.59-13	Юрковская	Томская, Томский	Р. Бол.Киргизка выше д. Реженки	Обн. Каспаранский Яр, инт. не указан	Н1845
К.Я.59-8	Новомихайловская	Там же	Там же	Там же	Н1849
К-94	Атлымская	Кемеровская, Промышленновский	Вблизи с. Ваганово	Скв. К-94, гл. 22.4—28.3 м	Н1855
Кб.61-28-192	Новомихайловская	Новосибирская, Куйбышевский	С. Чумаково, 10 км к С	Скв. 28, гл. 192.0—192.5 м	Н1891
Кб.61-31-16	Чановская	Там же	С. Мангазерка	Скв. 31, гл. 16.0—16.3 м	Н1906
Кж.62-10к-76	Лагернотомская	Томская, Чаинский	Д. Захаровка (пр. бер. р. Икса)	Скв. 10-к, гл. 76.0—76.2 м	Н1937
Кж.62-11к-175.8	Юрковская	Томская, Кожевниковский	Д. Елегечево	Скв. 11-к, гл. 175.8—176.0 м	Н1943
Кж.62-16-143	Лагернотомская	Там же	С. Хмелевка	Скв. 16-к, гл. 143.0—143.2 м	Н1953
Кир.57-7к-122	Абросимовская	» »	Пос. Барханский	Скв. 7-к, гл. 30.8—32.2 м	Н1997
Кир.59-375-53	»	Томская, Томский	С. Коларово	Скв. 375, гл. 53.0 м	Н2024
Кир.59-6-к-160	»	Там же	Д. Березовая Речка	Скв. 6-к, гл. 160 м	Н2029
Клр.56-34-58.65	Лагернотомская	Томская, Чаинский	Пос. Сухой Лог	Скв. 34, гл. 58.65 м	Н2065
Клр.58-35-47.8	Новомихайловская	Там же	С. Чаинское	Скв. 35, гл. 48.8 м	Н2069
Клч.57-325-65.4	Бещеульская	Омская, Калачинский	С. Кибер-Спасское, 6.5 км к ЮВ	Скв. 325, гл. 65.4 м	Н2082
Клч.58-461-62	Абросимовская	Омская, Любинский	С. Покровка	Скв. 461, гл. 62.0—62.5	Н2120
Клч.58-461-77,6	Лагернотомская	Там же	Там же	Там же, гл. 77.5—77.8 м	Н2121
Клч.58-462-47	Абросимовская	» »	С. Борятино	Скв. 462, гл. 47.0—47.5 м	Н2127
Коч.54-1211-66.85	Чановская	Алтайский, Крутихинский	С. Долганка	Скв. 1211, гл. 66.85—69.45 м	Н2157
Кр.56-115-115	Абросимовская	Новосибирская, Чулымский	Пос. Новоиткульский	Скв. 115, гл. 115.0 м	Н2171
Кр.56-115-142	»	Там же	Там же	Там же, гл. 142.0 м	Н2172
Кр.56-99-116	Бещеульская	Новосибирская, Чановский	Пос. Зеленопольский, 3.4 км к З	Скв. 99, гл. 116.0—122.0 м	Н2178

Продолжение таблицы

Условный индекс коллекции	Свита	Административно-территориальное положение	Местонахождение	Горная выработка, интервал	Колл. № БИН
Кр.56-99-98	Бещеульская	Новосибирская, Чановский	Пос. Зеленопольский, 3.4 км к З	Там же, гл. 98.0—101.0	Н2181
Кр.57-77-94.6	Чановская	Алтайский, Калманский	Пос. Логовской	Скв. 77, гл. 94.6 м	Н2216
Кр.71-12-223	Атлымская	Омская, Крутинский	С. Моторово, 12 км к ССВ	Скв. 12, гл. 223.0—224.0 м	Н2221
Крг.61-1-204	Журавская	Новосибирская, Каргатский	С. Ужаниха	Скв. 1, гл. 204.0—205.0 м	Н2241
Крг.61-1-227.5	Атлымская	Там же	Там же	Там же, гл. 227.0—228.0 м	Н2247
Крг.61-1-228	»	» »	» »	Там же, гл. 228.0—228.5 м	Н2248
Крг.61-1-250	»	» »	» »	Там же, гл. 250.0—255.0 м	Н2253
Крг.61-1-268	»	» »	» »	Там же, гл. 268.0—268.5 м	Н2256
Крг.61-233-262	Юрковская	Новосибирская, Краснозерский	Пос. Октябрьский, 2 км к Ю	Скв. 233, гл. 262.0—272.0 м	Н2264
Кч.57-86-147	Абросимовская	Новосибирская, Баганский	С. Караси	Скв. 86, гл. 147.0—152.7 м	Н2096
Кч.57-86-164-32г	Журавская	Там же	» »	Там же, гл. 164.0—178.0 м	Н2101
Кч.57-86-245.7	Новомихайловская	» »	» »	Там же, гл. 245.7—246.0 м	Н2108
Кчн.59-1-161	»	Новосибирская, Коченевский	С. Бармашово	Скв. 1, гл. 161.0—165.0 м	Н2129
Кчн.59-1-170.5	Атлымская	Там же	» »	Там же, гл. 170.5—174.1 м	Н2408
Лаг.59-1-2	Лагернотомская	Томская, Томский	Пр. бер. Томи, южная окраина Томска	Обн. Лагерный Сад, инт. не указан	Н2495
Лаг.59-3-2а	»	Там же	Там же	Там же	Н2491
Лев.63-160-64.5	»	» »	В 10 км к ЗЮЗ от Томска	Скв. 160, гл. 64.5 м	Н2524
ЛС-11	»	» »	Пр. бер. Томи, южная окраина Томска	Обн. Лагерный Сад, инт. не указан	Н2543
М-1	Мамонтовой Горы	Якутия, Томпонский улус	Близ пос. Крест-Хальджай на р. Алдан	Обн. Мамонтова Гора, выс. 52 м	Н2570
М-2	» »	Там же	Там же	Там же, выс. 53.2 м	Н2571
МГА-I-3/1	» »	» »	» »	Там же, выс. 0 м	Н2575
МГА-II-1/4	» »	» »	» »	Там же, выс. 13 м	Н2588
МГА-II-1/7	» »	» »	» »	Там же, выс. 32 м	Н2591
МГА-II-10/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 21 м	Н2593
МГА-II-13/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 2.0 м	Н2597
МГА-II-14/2	» »	» »	» »	Там же	Н2600
МГА-II-2/1	» »	» »	» »	Там же, выс. 12 м	Н2601
МГА-II-2/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 22 м	Н2602

МГА-II-3/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 8.5 м	H2604
МГА-II-4/1	» »	» »	» »	Там же, выс. 4 м	H2606
МГА-II-4/4	» »	» »	» »	Там же, выс. 38 м	H2609
МГА-II-51/1	» »	» »	» »	Там же, выс. 17 м	H2610
МГА-II-7/5	» »	» »	» »	Там же, выс. 15 м	H2615
МГА-II-8/1	» »	» »	» »	Там же, выс. 3 м	H2616
МГА-II-9/3	» »	» »	» »	Там же, выс. 26 м	H2621
МГА-III-1/8	» »	» »	» »	Там же, выс. 46 м	H2622
МГА-III-1/9	» »	» »	» »	Там же, выс. 52 м	H2623
МГА-III-2/4	» »	» »	» »	Там же, выс. 47 м	H2624
МГА-III-51/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 40 м	H2627
МГА-III-51/3	» »	» »	» »	Там же, выс. 49 м	H2628
МГА-III-52/2	» »	» »	» »	Там же, выс. 40 м	H2630
Мгд.42/5	Делянкирская	Республика Саха (Якутия)	Верхненерские впадины, р. Худжах	Обн. 42, гл. 0.8—1.6 м	H2646
Мгд.42/6	»	Там же	Там же	Обн. 42, гл. 1.75—2.75	H2647
Меж.63-14-49.3	Абросимовская	Новосибирская, Северный	С. Северное, СЗ окраина	Скв. 14, гл. 49.3—58.0 м	H2656
Меж.63-32-15	Киреевская?	Новосибирская, Кыштовский	С. Межовка, лев. бер. р. Тара	Скв. 32, гл. 15.0—16.0 м	H2668
Меж.64-23-41	Каськовская	Новосибирская, Венгеровский	Д. Шипицино, 0.5 км к С	Скв. 23, гл. 41.0 м	H2676
Меж.64-39-97.3	Абросимовская	Новосибирская, Северный	С. Потюканово	Скв. 39, гл. 97.3 м	H2681
Меж.64-41-123.5	Новомихайловская	Там же	Пос. Медвежинский, ЮЗ окраина	Скв. 41, гл. 123.5—124.5 м	H2683
Меж.64-46-163.5	Атлымская	Новосибирская, Кыштовский	С. Межовка, 8.5 км к Ю	Скв. 46, гл. 163.5—164.0 м	H2698
Мур.63-1-84	Абросимовская	Омская, Муромцевский	Д. Романовка	Скв. 1, гл. 84 м	H2758
Мур.64-3-107.2	Туртасская	Там же	Д. Тармакла, 8.4 км к СЗ	Скв. 3, гл. 107.2 м	H2762
Нагаева-9	Нагаевская толща	Магадан	Бухта Нагаева	Обн. б/н, инт. не указан	H2813
Надцы-1	Абросимовская	Тюменская, Тобольский	У пос. Надцы на пр. бер. Иртыша	Обн. 9, выс. 0.3 м	H2817
Н.О.75-8-72	? (поздний плиоцен?)	Новосибирские о-ва, о. Фадеевский	Обрыв на берегу моря Лаптевых	Обн. б/н, выс. 3 м	H2778
Нюр.66-О.Я.2	Абросимовская	Томская, Каргасокский	Пр. бер. Васюгана выше разв. д. Огнев Яр	Обн. О. Я., на урезе воды	H2905
Об.56–34–19.5	Бещеульская	Новосибирская, Болотнинский	Р. Красная (к Ю от с. Кругликово)	Скв. 34, гл. 19.5—20.0 м	H3011
Об.56-В.Я. I-2	Киреевская	Томская, Кожевниковский	Лев. бер. Оби ниже с. Вороново	Обн. В.Я.I, выс. 2.8 м	H3016
Об.56-В.Я. I-3	»	Там же	Там же	Обн. В. Я. I, выс. 1.2 м	H3017
Об.60-514-176	Атлымская	Томская, Шегарский	Д. Трубачево, в 5 км к ЮЗ	Скв. 514, гл. 176.0—177.0 м	H3050
Об.60-519-98	Лагернотомская	Томская, Томский	Пос. Иштан-Нагорный	Скв. 519, гл. 98 м	H3058
ОИГ.60-222-27.55	Бещеульская	Омск	Кировский р-н	Скв. 222, гл. 27.55—27.70 м	H2924

Продолжение таблицы

Условный индекс коллекции	Свита	Административно-территориальное положение	Местонахождение	Горная выработка, интервал	Колл. № БИН
Ом.54-1-211	Атлымская	Омская, Щербакульский	Свх. Борисовский	Скв. 1, гл. 211.0—215.0 м	Н3214
Ояш.61-1-211.8	Юрковская	Новосибирская, Колыванский	Пос. Изовский	Скв. 1, гл. 211.8—213.6 м	Н3279
Ояш.61-1-219.9	Кусковская?	Там же	Там же	Скв. 1, гл. 219.9—220.0 м	Н3280
ПК.56-В.Я.I-3	Киреевская	Томская, Кожевниковский	Лев. бер. Оби ниже с. Вороново	Обн. В. Я. I, выс. 1.2 м	Н3017
ПК.59-170-56.5	Абросимовская	Омская, Горьковский	С. Горский Лог	Скв. 170, гл. 56.5—57.5 м	Н3390
ПК.59-Ек	»	Омская, Тарский	С. Екатерининское, р. Б. Абросимовка	Обн. Ек.-59, выс. 0.8—1.8 м	Н3394
ПК.59-И.1	Бещеульская	Омская, Горьковский	Д. Исаковка	Обн. б/н, выс. 3.0—7.0 м	Н3395
ПК.59-К.1	»	Омская, Муромцевский	С. Карташово	Обн. К, выс. 0.5 м	Н3397
ПК.59-К.3	»	Там же	Там же	Обн. К, выс. 4.0—5.0 м	Н3296
ПК.59-К.4	»	» »	» »	Обн. К, выс. 6.0 м	Н3396
ПК.59-Ч.3	Кулундинская?	Омская, Омский	С. Чернолучье	Обн. б/н, выс. 10—14 м	Н3398
ПК.60-Кире.1	Киреевская	Томская, Кожевниковский	С. Киреевское на пр. бер. Оби	Обн. б/н, выс. 0.5 м	Н3404
ПК.62-14-1.6	Абросимовская	Томская, Чаинский	Лев. бер. Оби в 10 км выше с. Коломино	Обн. 14, выс. 1.6 м	Н3424
ПК.62-15-0.9	Новомихайловская	Томская, Молчановский	Лев. бер. Оби напротив с. Амбарцево	Обн. 15, выс. 0.5—2.3 м	Н3427
ПК.62-17-1.9	Абросимовская	Томская, Томский	Лев. бер. р. Томь близ с. Козюлино	Обн. 17, выс. 1.9 м	Н3431
ПК.62-КОН-3	»	Томская, Каргасокский	Пр. бер. Васюгана ниже д. Дальний Яр	Обн. 7 («Конев Яр»), выс. 13 м	Н2155
ПК.78-Кух.N	Мареканская	Хабаровский, Охотский	Лев. бер. р. Кухтуй выше пос. Резиденция	Обн. б/н, инт. не указан	Н3459
Плт.62-3-132.5	Атлымская	Омская, Полтавский	С. Щегловка	Скв. 3, гл. 132.5—132.6 м	Н3460
Пх.62-6-109	Абросимовская	Новосибирская, Колыванский	С. Сташково, 10 км к С	Скв. 6, гл. 109 м	Н3481
Пх.62-6-215	Тавдинская	Там же	Там же	Там же, гл. 215.0 м	Н3488
Пх.63-14-88	Каськовская	Новосибирская, Чулымский	Д. Пенек	Скв. 14, гл. 88.0 м	Н3499
Пх.63-14-128	Абросимовская	Там же	Там же	Там же, гл. 128.0 м	Н3493
Пх.63-18-61	Кулундинская	» »	Г. Чулым, в 30 км ССВ	Скв. 18, гл. 61.0 м	Н3502
Пх.63-18-95	Киреевская?	» »	Там же	Там же, гл. 95.0 м	Н3504
Пх.63-18-224	Тавдинская	» »	» »	Там же, гл. 224.0 м	Н3501
Пх.63-20-82.5	Каськовская	» »	18 км к С от пос. Черновский	Скв. 20, гл. 82.5 м	Н3505

Пх.63-20-88	»	» »	» »	Там же, гл. 88.0 м	Н3506
Пх.63-20-93	»	» »	» »	Там же, гл. 93.0 м	Н3507
Пх.63-7-217	Тавдинская	Новосибирская, Колыванский	С. Мальчиха	Скв. 7, гл. 217 м	Н3511
СВ.75-К.1-374	Нижнеильдикиляхский гор.	Магаданская, Ольский	Кавинско-Тауйская депрессия	Скв. 1, гл. 374 м	Н3624
СВ.82-10-97	? (миоцен)	Чукотка, Иультинский	Р. Пальтитка, берег В.-Сибирского моря	Скв. 10, гл. 97—98 м	Н3632
СВГУ.69-2-4	Бегуновский гор.	Чукотка, Билибинский	Р. Неккиевеем, берег В.-Сибирского моря	Обн. 2, гл. 4 м	Н3645
СВГУ.71-300-2	Севернопекульнейвеемская	Чукотский а. о., Анадырский	Пр. бер. р. Коначан в 5.3 км от устья	Обн. 300, выс. 3 м	Н3674
СВГУ.71-1/928-37.6	? (верхний миоцен?)	Чукотка, Иультинский	Низовья р. Рывеем (Валькарайская низм.)	Скв. 1-928, гл. 37.6 м	Н3667
С.С.64-4-21	Новостаничная	Омская, Большеуковский	С. Белогривка, 7.0 км к ЮЗ	Скв. 4, гл. 21.0—23.5 м	Н3565
С.С.64-9-33.5	Бещеульская	Омская, Тюкалинский	Д. Казанка, 4 км к ЮЮВ	Скв. 9, гл. 33.5—35.8 м	Н3569
Сар.61-4-44.5	Абросимовская	Омская, Саргатский	Пос. Голицино	Скв. 4, гл. 44.5—44.7 м	Н3611
Сд.64-36-20	Павлодарская	Омская, Тарский	С. Андреевка, южная окраина	Скв. 36, гл. 20.0 м	Н3704
Ст.1-113	Бещеульская?	Новосибирская, Чистоозерный	С. Покровка	Скв. 1, гл. 113.8—123.0 м	Н3935
Ст.14-212	Атлымская	Алтайский, Кулундинский	С. Кулунда	Скв. 14, гл. 212.85—215.55 м	Н1007
Ст.14-238	Тавдинская	Там же	Там же	Там же, гл. 238.0—238.3 м	Н1009
Ст.26-199.2	»	Павлодарская (Казахстан)	С. Галкино	Скв. 26, гл. 199.2—202.2 м	Н3927
Ст.26-250	»	Там же	Там же	Там же, гл. 250—252 м	Н3930
Ст.52-28-223	»	Алтайский, Ключевской	С. Ключи	Скв. 28, гл. 221.0—226.8 м	Н3905
Ст.52-34-233	»	Там же	С. Сычёвка	Скв. 34, гл. 233.0 м	Н3894
Ст.53-27-108.5	Каськовская	» »	С. Искара	Скв. 27, гл. 108.5 м	Н4008
Ст.53-27-200	Новомихайловская	» »	»	Там же, гл. 200.0 м	Н4013
Ст.53-27-278.8	Атлымская	» »	»	Там же, гл. 278.8 м	Н4016
Ст.53-49-257	Новомихайловская	Новосибирская, Баганский	С. Грушевка	Скв. 49, гл. 257 м	Н3980
Ст.53-50-175.65	Абросимовская	Там же	С. Мироновка	Скв. 50, гл. 175.65—176.25 м	Н3776
Ст.53-60-265.7	Атлымская	Павлодарская (Казахстан)	Д. Антоновка	Скв. 60, гл. 265.7—267.5 м	Н3951
Ст.54-67-232.7	Тавдинская	Новосибирская, Краснозерский	С. Петропавловка	Скв. 67, гл. 232.7 м	Н3834
СТ.62-16-69.5	Кусковская	Томская, Томский	Томск, Черемошники	Скв. 16, гл. 69.5 м	Н3576
СТ.62-16-70	»	Там же	Там же	Там же, гл. 70.0 м	Н3577
СТ.62-19-73-10	»	» »	» »	Скв. 19, гл. 73.0 м	Н3583
СТ.62-21-67-7	»	» »	» »	Скв. 21, гл. 67 м	Н3596
СТ.62-21-69	»	» »	» »	Там же, гл. 69 м	Н3597

Продолжение таблицы

Условный индекс коллекции	Свита	Административно-территориальное положение	Местонахождение	Горная выработка, интервал	Колл. № БИН
СТ.62-21-71	Кусковская	Томская, Томский	Томск, Черемошники	Там же, гл. 71 м	Н3598
Стр.62-69-106	Бещеульская	Новосибирская, Кочковский	С. Кочки, метеостанция	Скв. 69, гл. 106.0—108.0 м	Н4029
Стр.63-183-113	Абросимовская	Новосибирская, Баганский	С. Андреевка	Скв. 183, гл. 113.0—116.0 м	Н4038
Стр.63-212-129	Журавская	Новосибирская, Татарский	Свх. Увальский	Скв. 212, гл. 129.0—140.0 м	Н4042
Стр.63-24-1(Покр)	Бещеульская	Казахстан, Североказахстанская	Пр. бер. р. Ишим в с. Покровка	Обн. 24, инт. не указан	Н4044
Суз.65-13-100.1	Батуровская	Новосибирская, Сузунский	С. Сузун, 2.5 км к ЮЗ	Скв. 13а, гл. 100.1—109.0 м	Н4067
Суз.65-14-199	Островновская толща	Там же	С. Сузун, 7 км к ЮЮВ	Скв. 14, гл. 199.0—200.0 м	Н4071
Суз.65-15-142.5	Батуровская	» »	С. Мереть, 6.5 км к СЗ	Скв. 15, гл. 142.5 м	Н4074
Суз.65-15-255	Островновская толща	» »	Там же	Скв. 15, гл. 255—256 м	Н4075
Т.1-59.8	Тавдинская	Томская, Каргасокский	Урочище Компасский Бор на р. Тым	Скв. 1, гл. 59.8—67.2 м	Н878
Т.1-72	»	Там же	Там же	Там же, гл. 72 м	Н879
Т.90-526-77	Абросимовская	Омская, Москаленский	Д. Татьяновка, 4.8 км к ЮВ	Скв. 526, гл. 77.5—79.0 м	Н4146
Тар.61-1133-10.6	Бещеульская	Омская, Тарский	Д. Кошкуль на пр. берегу р. Уй	Обн. 1133, гл. 10.6-11.3 м	Н4182
Тар.61-38-86	Новомихайловская	Там же	С. Екатерининское	Скв. 38, гл. 86.0—88.0 м	Н4187
Тар.61-40-71	Бещеульская	Омская, Муромцевский	Д. Спрановка, 3 км к ЗЮЗ	Скв. 40, гл. 71—73 м	Н4190
Тар.61-48-37.1	»	Омская, Тарский	Д. Мартюшево, 1.5 км к СВ	Скв. 48, гл. 37.1—38.0 м	Н4196
Тар.61-57-20	»	Омская, Муромцевский	С. Карташово, 5 км по дороге на Костино	Скв. 57, гл. 20—23 м	Н4197
Тар.61-65-33.4	»	Там же	С. Карташово, 1.5 км по дороге на Костино	Скв. 65, гл. 33.4—34.6 м	Н4198
Тар.62-67-25.2	Абросимовская	Омская, Тарский	С. Екатерининское, Катюшина Горка	Скв. 67, гл. 25.0—25.8 м	Н4210
ТБ-2а	Новомихайловская	Томская, Каргасокский	Урочище Компасский Бор на р. Тым	Обн. Белый Яр, выс. 2 м	Н4150
ТБ-2б	»	Там же	Там же	Там же, выс. 1 м	Н4151
ТБ-2в	»	» »	» »	Там же, выс. 0.6 м	Н4152
ТБ-4	Абросимовская	» »	» »	Там же, выс. 1.6 м	Н4154
ТД-1	»	» »	» »	Обн. Дунаевский Яр, выс. 1.1—2.0 м	Н4279
ТД-5	»	» »	» »	Там же, выс. 1.0—2.5 м	Н4282
Тл.59-10-39.2	Новомихайловская	Новосибирская, Новосибирский	Близ ст. Новосибирск-Западный	Скв. 10, гл. 39.2 м	Н4288

Тл.60-40-25.4	»	Там же	Пос. Кудряшевский	Скв. 40, гл. 25.4 м	Н4314
Туг.58-1550-8	Лагернотомская	» »	К СВ от Томска (точной привязки нет)	Скв. 1550, гл. 8.0 м	Н4341
Туг.60-1694-24.4	Кусковская	» »	Там же	Скв. 1694, гл. 24.4—30.6 м	Н4349
Туг.60-1874-33.1	»	Томская, Томский	Ширяевский участок	Скв. 1874, гл. 33.1—36.6 м	Н4350
Туй.62-112-212.5	Атлымская	Омская, Большеуковский	Пос. Уки	Скв. 112, гл. 212.5—213 м	Н4365
Туй.62-116-25	Абросимовская	Там же	Пос. Верхняя Аевка	Скв. 116, гл. 25.0—25.5 м	Н4388
Туй.62-116-220.5	Атлымская	» »	Там же	Там же, гл. 220.5—221.0 м	Н4387
Туй.62-119-54.5	Абросимовская	Омская, Знаменский	Д. Петровка	Скв. 119, гл. 54.5—55 м	Н4392
Тюм.73-2124-К/1	Новомихайловская	Ханты-Мансийский, Нижневартовский	Л. бер. Ваха в 8 км выше устья Р. Корлик	Обн. 2124, выс. 3 м	Н4484
Тюм.74-2102-К/2	Абросимовская	Ханты-Мансийский, Сургутский	Пр. бер. р. Лямин в 75 км выше устья	Обн. 2102, инт. не указан	Н4488
Тюм.77-2507-К/1	Квартер	Тюменская, Уватский	Пр. бер. Иртыша у пос. Горная Суббота	Обн. 2507/2, выс. 31—32 м	Н4551
УТ.79-2-265	Атлымская	Новосибирская, Усть-Таркский	С. Родькино, СВ окраина	Скв. 2, гл. 265.6—266.6 м	Н4682
Чж.62-28-31.3	Лагернотомская	Томская, Каргасокский	Пр. бер. Чижапки ниже пос. Невольканак	Обн. 28, гл. 31.3 м	Н4758
Чл.84-6-230.5	Тавдинская	Новосибирская, Чулымский	Г. Чулым	Скв. 6, гл. 230.5—234.5 м	Н4815
ШПК-3	Шестаковская	Корякский, Каменской	Берег Пенжинской губы у р. Шестаковка	Обн. б/н, выс. 30 м	Н4827
Ю.56-36-143.9	Батуровская	Новосибирская, Болотнинский	Д. Кирякова	Скв. 36, гл. 143.9—150.7 м	Н4882
Ю.58-47-95.15	Абросимовская	Там же	Д. Шелковникова, 2.6 км к ЮЗ	Скв. 47, гл. 95.15—96.40 м	Н4895
Ю.58-51-109.8	Лагернотомская	» »	Д. Козловка	Скв. 51, гл. 109.8—110.0 м	Н4899
Ю.58-51-142.6	Новомихайловская	» »	Там же	Там же, гл. 142.6—143.1 м	Н4902
ЯкГ.84-63-35.2	Бегуновский гор.	Республика Саха (Якутия)	Пр. приток Омолоя Улахан-Кююгюлюр	Скв. 63, гл. 35.2 м	Н4948
ЯкГ.84-64-51	Оголорская	Там же	Там же	Скв. 64, гл. 51 м	Н4951
ЯкГ.84-9	Сергеевская	» »	Р. Омолой выше устья р. Улахан-Кююгюлюр	Обн. 9, гл. 2 м	Н4953
ЯкГ.84-ТХ-1	Хапчанская	» »	Р. Омолой в 35 км от его устья	Обн. Теммирдэх-Хайа, гл. 31.5 м	Н4954
ЯкГ.84-ТХ-2	»	» »	Там же	Обн. Теммирдэх-Хайа, гл. 10—11 м	Н4955
Ян.-6	Нагаевская толща	Магаданская, Ольский	Пр. бер. р. Яна	Обн. Олений Спуск, инт. не указан	Н4968

при подготовке публикации по его недосмотру были учтены и расшифрованы далеко не все многочисленные условные индексы, упомянутые в книге, что, безусловно, снижает ее ценность как возможного путеводителя по коллекциям. Эти данные содержатся в приводимой выше таблице. Стратиграфическое положение коллекций показано в соответствии с опубликованными материалами (Палеоген и неоген.., 1989, Унифицированные.., 2001).

Приняты следующие сокращения: бер. — берег; бол. — большой (-ая); гор. — горизонт; д. — деревня; лев. — левый; инт. — интервал; ниж. — нижний; обн. — обнажение; пос. — поселок; пр. — правый; п-я — партия; р. — река; с. — село; свх. — совхоз; скв. — скважина; ст. — станция. Для экономии места в топографических привязках опущены слова область, район, край и т.п.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность А. В. Хвалю за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балуева Г. А., Никитин В. П. Сорок лет палеокарпологической службы в Новосибирске // Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск, 1982. С. 93—103.

Баранова Ю. П., Кулькова И. А., Никитин В. П. и др. Новые данные о миоценовых отложениях Мамонтовой Горы на Алдане // Докл. АН СССР. 1970. Т. 193. № 5. С. 1119—1122.

Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П., Балуева Г. А. и др. О возрасте эрмановской свиты по палинологическим и палеокарпологическим исследованиям стратотипического разреза у мыса Непропуск (Западная Камчатка) // Геология и геофизика. 1971. № 8. С. 34—43.

Ильинская И. А., Цвелёв Н. Н. Памяти Павла Ивановича Дорофеева // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 960—968.

Никитин В. П. Палеокарпологический метод. Томск, 1969. 81 с.

Никитин В. П. Флора Мамонтовой Горы по семенам и плодам // Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора). М., 1976. С. 131—194.

Никитин В. П. Неогеновые флоры Северо-Востока СССР (по материалам палеокарпологических исследований) // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск, 1979а. С. 130—149.

Никитин В. П. Палеокарпологические данные к стратиграфии неогена Кавинско-Тауйской впадины (Северное Приохотье) // Там же. 1979б. С. 109—120.

Никитин В. П. Некоторые новые виды растений в неогеновых флорах Северо-Востока СССР // Там же. 1979в. С. 125—130.

Никитин В. П. Неогеновые флоры Северной Азии // XIV Тихоокеанский научный конгресс, секция B.III, подсекция «Кайнозой», тезисы докладов. М., 1979г. С. 88—89.

Никитин В. П. Ревизия палеонтологических коллекций и составление их научного каталога. Отчет палеонтолого-стратиграфической партии по теме 68 за 1995—1998 гг. НТФГИ. 1998. 1007 с.

Никитин В. П. Ревизия палеонтологических коллекций по квартеру юга Западной Сибири. Отчет палеонтолого-стратиграфической партии по работам 1999—2000 гг. НТФГИ. 2000. 470 с.

Никитин В. П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск, 2006. 228 с. + 24 табл.

Никитин В. П. Палеокарпологическая изученность палеогена и неогена северо-востока Азии // Геология и геофизика. 2007. № 8. С. 871—880.

Никитин В. П., Афанасьев А. Т. Научная ревизия, инвентаризация и каталогизация палеокарпологических коллекций. Отчет палеонтолого-стратиграфической партии по подрядным работам 2004—2005 гг. по госконтракту № 4ф-04 от 12.11.2004 г. Книга 4 — 76 стр., библ. 77, текст. прил. 1; книга 5 — 612 стр.; книга 6 — 217 стр. / ТФГИ. 2005.

Никитин П. А. Семенная миоценовая флора у г. Томска // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3 (8). № 3 (63). С. 133—136.

Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша // Тр. Биол. НИИ. Т. 5. Томск, 1938. С. 143—178.

Никитин П. А. Работа палеокарпологического кабинета ЗСГУ в 1939 г. // Вестн. Зап.-Сиб. геол. управления. Новосибирск, 1939. № 6. С. 107—108.

Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби // Матер. по геол. Западной Сибири. № 12 (54). 1940. 33 с.

Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск, 1989. 183 с.

Унифицированные региональные стратиграфические схемы неогеновых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 2001. 83 с.

Zhilin S. G. The fate of West Siberian Palaeocarpological Collections // Botanical Collections throughout the World. Kraków, 1998. S. 115—116.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 561.07 : 582.375

© **С. Н. Санников, И. В. Петрова, Н. С. Санникова**

О БОЛЕЕ НАДЕЖНОМ МЕТОДЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВРЕМЕНИ ПОСЕЛЕНИЯ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) В МЕСТНОМ ЛАНДШАФТЕ

S. N. SANNIKOV, I. V. PETROVA, N. S. SANNIKOVA. ON MORE RELIABLE METHOD OF DETERMINING THE INVASION TIME OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) IN A LOCAL LANDSCAPE

Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Факс (343) 210-38-59
E-mail: stanislav.sannikov@botgard.uran.ru
Поступила 4.04.2007
Окончательный вариант получен 04.06.2008

На основе изучения продуцирования и процессов распространения пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), а также литературных данных сделан вывод о недостаточной корректности традиционного определения времени поселения (иммиграции) ее популяций в окружающей местности по доле пыльцы в пыльцевых диаграммах голоценовых торфяников. Определены параметры потока пыльцы, поступающего на поверхность почвы («пыльцевого дождя»), по абсолютному количеству пыльцевых зерен на 1 мм^2 в различных частях ареала и типах леса в зависимости от продуктивности, полноты древостоев и расстояния от источника пыльцы. Предложено применение более точных современных методов определения времени инвазии сосны по местонахождению в радиодатированном профиле торфяной залежи минимально достаточного индекса плотности пыльцевого дождя (1000 пыльцевых зерен/1 см^2), выявленного по исследованиям в Лапландии (Hyvärinen, 1975, и реконструкции полноты древостоя сосны на полярной границе.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, пыльцевая продукция, распространение пыльцы, пыльцевой дождь, спорово-пыльцевой анализ, время поселения, радиодатирование.

Одной из методологических проблем современной палеоботаники является вопрос о корректности использования и интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений при изучении истории растительности в голоцене (Кабайлене, 1977; Hicks, 1994; Lang, 1994; Филимонова, 2005). Решению этой проблемы была посвящена Программа Европейского пыльцевого мониторинга (Hicks et al., 1998), успех которой во многом определил бы прогресс представлений о плейстоценовых рефугиумах, путях миграции и динамике ареалов древесных растений.

К настоящему времени в литературе накоплено колоссальное количество радиодатированных данных о стратиграфии пыльцы древесных растений в торфяниках и водных седиментах. Только для рода *Pinus* в Европейском банке данных по пыльце (FPD) содержится информация по 526 местообитаниям (Cheddadi et al., 2006). На основании материалов пыльцевого анализа построены различные, пока еще слабо согласующиеся гипотезы о расселении древесных растений вслед за отступавшими ледниками (Firbas, 1952; Frenzel, 1968; Нейштадт, 1957; Birks, 1989; Birks, Line, 1993; Lang, 1994; Cheddadi et al., 2006). Все эти построения крайне ненадежны, условны и противоречивы по ряду причин: весьма дальний разлет пыльцы хвойных — на сотни километров и более (Тихомиров, 1950; Куприянова, 1951; Koski, 1970; Санников, 1976; Санников, Петрова, 2003); трудности установления ее видовой принадлежности; неопределенность местонахождения и влияния ее источников на долю в общем спектре (произвольно принимаемую разными авторами равной от 5 до 20—30 %). Так, например, на пыльцевой карте («*isopollen map*») *Pinus sylvestris* в Центральной Швеции около 9000 лет назад (Huntley, Birks, 1983) показан регион с долей пыльцы этого вида свыше 75 % в общем спектре на месте еще нестаявшего ледника. По данным этих авторов, в Скандинавию сосна расселялась с юга и юго-востока, а по исследованиям других (Hyvärinen, 1975, 1976; Seppä, 1996) — с севера. Более точными для установления времени появления видов в местном ландшафте могут быть определение абсолютного содержания пыльцы в торфяных отложениях, водных седиментах и анализ макрофоссилий. Однако эти методы более сложны и, к сожалению, сравнительно медленно внедряются в палинологию (Davis, 1966; Lang, 1994; Hicks et al., 1998; Willis, van Andel, 2004).

В связи с этим целью настоящего сообщения является попытка обосновать и предложить некоторые более корректные подходы к использованию и интерпретации данных пыльцевого анализа при изучении динамики расселения популяций сосны в голоцене на основании итогов собственных 30-летних натурных исследований процессов продуцирования, распространения пыльцы сосны обыкновенной и анализа литературных данных.

Материал и методика

Объектами изучения пыльцевого режима популяций *Pinus sylvestris* были ее сомкнутые (с полнотой 0.8) древостои 120—160-летнего возраста в смежных поселениях на суходоле (тип леса соснякируснично-чернично-зеленомошный II бонитета продуктивности) и менее сомкнутые (полнота 0.5—0.6) низкопродуктивные (Vб бонитет) на верховом сфагновом болоте (сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый) в подзоне предлесостепи Западной Сибири (Припышминские боры). На каждой из постоянных пробных площадей в течение восьми лет (1975—1982 гг.) ежедневно в период пыления деревьев на 10 плоских стеклянных горизонтально выставленных (на высоте 1.3 м от поверхности почвы) пыльцеприемниках, смазанных тонким слоем вазелина или глицерин-желатином, улавливалась пыльца сосны. На каждом из них в 10 полях зрения микроскопа МБС-2 определялась посуточная и интегральная (за весь 11—18-дневный период фенофазы пыления) плотность «пыльцевого дождя» («*pollen rain*», Sarvas, 1962; «*influx*», Lang, 1994), т. е. количество пыльцевых зерен на 1 мм^2 площади пыльцеприемника. Особенности латерального распространения пыльцы *Pinus sylvestris* изучены путем определения «плотности пыльцевого потока» (ППП, термин предложен Петровой, Санниковым, 1996) с помощью серий пыльцеприемников. Они устанавливались вертикально на высоте 1.3 м в лесу и рядом с ним на безлесном пространстве на трех-пяти параллельных трансектах на расстоянии от 100 м до 5 км от лесных массивов (через каждые 100—200 м). Кроме того, латеральные и вертикальные пыльцевые потоки в древостое сосны и на смежном открытом месте изучены экспериментально путем учета на трансектах пыльцы, рассеянной из кроны отдельного дерева (Санников, Гришина, 1979).

Результаты и обсуждение

Стационарные исследования (Петрова, Санников, 1996) показали, что средняя годичная величина нисходящего интегрального потока пыльцы сосны обыкновенной в высокопродуктивном сомкнутом (с полнотой 0.8) древостое суходольного сосняка бруснично-чернично-зеленомошного составляет 226 ± 35 пыльцевых зерен на 1 мм^2 с колебаниями по годам от 186 до 282 (см. таблицу). В географически замещающих типах леса более теплообеспеченных регионов подзоны европейских широколиственно-хвойных лесов — в Карпатах и на юге Финляндии — пыльцевая продуктивность сосны в 1.5—2 раза выше (375 и 462 зерен/мм^2 соответственно). На Крайнем Севере ареала сосны в Западной Сибири, по нашим наблюдениям, и в Скандинавии (Hyvärinen, 1975) эта величина на порядок ниже (23—34).

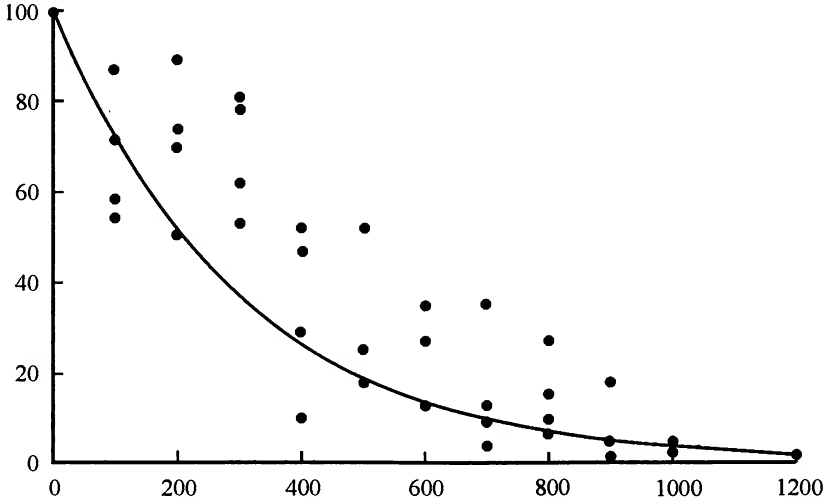
В подзоне предлесостепи Западной Сибири средняя плотность «пыльцевого дождя» (ППД) на поверхности верхового болота в среднесомкнутом низкопродуктивном сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом была в 3 раза меньше (85 ± 18 с колебаниями от 41 до 84), чем на поверхности почвы в смежном суходольном сосняке (см. таблицу). В общем наблюдается широкая зонально-провинциально-географическая изменчивость параметров продукции пыльцы. Прослеживается ее быстрое падение по мере ухудшения почвенно-климатических ресурсов местообитаний и продуктивности древостоев сосны в направлении от центральных и южных частей ее ареала к маргинальным северным.

По исследованиям многих авторов (Тихомиров, 1950; Куприянова, 1951; Sarvas, 1962; Koski, 1970; Tauber, 1977; Lang, 1994), некоторый неопределенный фоновый вклад в общий фонд пыльцы в пределах ареала *Pinus sylvestris*, и даже вне его (Но-

Индексы плотности «пыльцевого дождя» сосны обыкновенной под пологом леса и на смежном открытом месте в различных частях ареала

Подзона, регион	Тип леса, сосняк	Древостой		Индекс ППД зерен/мм^2			
		полнота	бонитет	в лесу	на расстоянии от опушки, м^1		
					100	250	500
ПЛС, Западная Сибирь	бр-ч-зм	0.8	II	198	154	98	46
	бр-ч-зм	0.8	II	186	144	92	44
	бр-ч-зм	0.8	II	245	190	121	57
	бр-ч-зм	0.8	II	282	219	140	66
	бг-кс-сф	0.6	Vб	73	57	36	17
	бг-кс-сф	0.6	Vб	41	32	20	10
	бг-кс-сф	0.6	Vб	84	65	42	20
	бг-кс-сф	0.6	Vб	143	111	71	33
ТЮ, Скандинавия^2	бр-ч-зм	0.8	II	462^2	359	229	108
ШЛХЛ, Карпаты,	дг-сф	0.7	III	375	291	186	88
ТЮ, Южный Урал	мтр-зм	0.7	II	310	241	153	73
ЛТ, Западная Сибирь	бр-лш	0.4	Va	34	26	17	8
ЛТ, Лапландия	бр-ч-лш*	0.35**	Vб*	23^3	—	—	—
	бр-ч-лш*	0.15*	Vб*	10^3	—	—	—

Примечание. ^{1} — экстраполяция плотности «пыльцевого дождя» по уравнению (1); ^{2} — по данным R. Sarvas (1962); ^{3} — по данным H. Hyvärinen (1975, 1976); * — предполагаемые средние лесотипологические параметры (по Рысину, 1975); ** — расчет по уравнению (2). Подзоны: ПЛС — предлесостепь, ШЛХЛ — широколиственно-хвойные леса, ТЮ — тайга южная, ЛТ — лесотундра. Типы леса, сосняки: бг-кс-сф — багульниково-кассандрово-сфагновый, бр-ч-зм — бруснично-чернично-зеленомошный, бр-ч-лш — бруснично-чернично-лишайниковый, бр-лш — бруснично-лишайниковый, дг-сф — долгомошно-сфагновый, мтр-зм — мелкотравно-зеленомошный.



Зависимость относительной плотности пыльцевого потока (ППП) сосны обыкновенной от расстояния от границы леса на предгорной равнине в Украинских Карпатах.

По оси абсцисс — расстояние от границы леса, м; по оси ординат — относительная плотность пыльцевого потока ППП, % по отношению к ППП в лесу. ППП = $104.79e^{-0.003D}$, где e — основание натуральных логарифмов, D — расстояние от опушки леса, м.

вая Земля, Шпицберген, Шетландские острова — 300—500 зерен/см^2), составляет дальний занос с так называемым «пыльцевым облаком» («pollen cloud»). Тем не менее на болотах небольшого размера (до 1—2 км в диам.) в большинстве случаев преобладает (свыше 80 %) поступление пыльцы от непосредственно окружающих «локальных» и «региональных» массивов сосны, расположенных не далее 5—10 км (Prentice, 1986).

По нашим исследованиям (Петрова, Санников, 1996), латеральное распространение пыльцы сосны обыкновенной на открытое место от массива сомкнутого соснового леса на предгорной равнине в Украинских Карпатах аппроксимируется нисходящей гиперболической кривой (см. рисунок):

$$\text{ППП} = 104.79e^{-0.003D}, \qquad (1)$$

где ППП — относительная плотность латерального пыльцевого потока (% от ППП в лесу), e — основание натуральных логарифмов, D — расстояние от опушки соснового леса (м).

В соответствии с уравнением (1) ППП и пропорционально связанный с ней индекс «пыльцевого дождя» (ППД) уменьшаются в среднем до 50 % на расстоянии около 200 м от стены леса, 20 % — на 500 м, 3 % — на 1000 м и до 0.2 % на расстоянии 2000 м от нее. Аналогичная кривая относительной ППП получена нами и на равнине в предгорьях Южного Урала (Петрова, Санников, 1996).

Как показано в таблице, абсолютная плотность «пыльцевого дождя», отражаемая количеством пыльцевых зерен, оседающих на единицу площади горизонтального пыльцеприемника под пологом древостоя, широко вариабельна в зависимости от ландшафтно-климатического региона, типа леса, полноты и вегетативной продуктивности древостоя. В общем она быстро убывает по мере удаления от центральной части ареала к маргинальной лесотундровой и от границы леса на безлесную территорию.

На основании известных аллометрических закономерностей структуры и функций дендроценозов и натурных исследований пыльцевого режима сосновых лесов, проведенных в Финляндии (Sarvas, 1962) и Западной Сибири (Санников, Гришина, 1979; Санников, Петрова, 2003), можно допустить, что их годичная пыльцевая продукция, отражаемая величиной индекса ППД, пропорциональна плотности (полноте) и вегетативной продуктивности генеративно зрелого древостоя:

$$\text{ППД} = k \cdot Ds/B, \qquad (2)$$

где ППД — индекс пыльцевого дождя (зерен/мм^2), k — коэффициент регрессии, Ds — относительная полнота (в десятых долях) окружающего древостоя, B — класс продуктивности (бонитет) древостоя — от I до Vб (т. е. в порядке уменьшения — от 1 до 7).

На базе принятых допущений можно предположить уменьшение среднего индекса ППД в соснякеируснично-чернично-лишайниковом зоны лесотундры по сравнению с сосняком багульниково-кассандрово-сфагновым подзоны предлесостепи — за счет меньшей полноты древостоев (в среднем 0.2 вместо 0.6) примерно в 3 раза, т. е. с 85 (см. таблицу) до 28 зерен/мм^2. Кроме того, в соответствии с уравнением (2) этот индекс на болоте среднего размера (с диаметром около 1 км) на расстоянии 500 м от опушки леса уменьшится еще как минимум в 3 раза, т. е. в конечном итоге — до уровня около 9 зерен/мм^2.

Расчет индекса ППД с применением предлагаемых поправочных коэффициентов можно провести на примере данных исследований H. Hyvärinen (1975, 1976) на полярной границе *Pinus sylvestris* в норвежской Лапландии. Изучение абсолютного содержания пыльцы сосны по методу Davis (1966), проведенное им, показало, что на поверхности торфяных болот индекс ППД на протяжении 180 км трансекта — в направлении от безлесного берега фиорда Варангер (тундра) на юго-запад к оз. Инари, где находится относительно сомкнутый сосновый лес, — постепенно возрастает с 500 до 2250 зерен/см^2. Но лишь на расстоянии 110 км на юг от фиорда, на крайне северной границе сосново-березового редколесья, плотность пыльцевого дождя достигает величины около 1000 зерен/см^2, которая, по нашему мнению, достаточно надежно свидетельствует о произрастании здесь древостоя сосны обыкновенной. Этот индекс ППД, выявляемый по данным натурного определения H. Hyvärinen на северной границе редколесий сосны, почти совпадает с гипотетичной величиной 9 зер./мм^2, вычисленной нами на основе допущения о пропорциональности пыльцевой и вегетативной продуктивности древостоев и закономерностей латерального распространения пыльцы. В первом приближении именно эта величина индекса ППД — 1000 зерен/см^2 — и может быть принята в качестве базовой («реперной») как минимально достаточная для определения времени появления авангардных редколесий сосны в окружающем ландшафте.

Однако с этой целью необходимо определение в послойно радиодатированном стратиграфическом профиле торфяной залежи (например, через каждые 10 см) не доли (%), а абсолютного содержания пыльцы, т. е. количества пыльцевых зерен в единице объема торфа на различной глубине. Достаточно простой и точный метод, более 40 лет назад предложенный для водных седиментов (Davis, 1966), успешно применен для определения концентрации пыльцы сосны обыкновенной в торфяниках (Hyvärinen, 1975, 1976). Для корректного расчета погодичных изменений индекса ППД, который определяется как количество пыльцевых зерен на 1 см^2 годичного слоя торфа, важно достаточно точное определение толщины этого слоя и давности его отложения («возраста») на различной глубине бурового профиля. Это может быть достигнуто с помощью дробного послойного радиодатирования торфяной залежи.

С другой стороны, подставив в уравнение (2) предлагаемую базовую величину индекса ППД сосны (1000 зер./см^2), находим эмпирическое значение коэффициента пропорциональности *k*, равное в данном регионе 47 000. Отсюда, зная величину индекса ППД в каком-либо местном древостое (при его известном константно низком бонитете, на северной границе леса равном Vб и эквивалентном числу 7), можно по той же формуле (2) приближенно определить и полноту этого древостоя. Так, например, по определенному Х. Хювяриненом (см. таблицу) индексу ППД (2250 зерен/см^2) в предлесотундровом сосновом лесу Акуваара в Лапландии его полнота определяется равной 0.35. Таким образом, открывается возможность по данным абсолютной концентрации пыльцы и индексам ППД в последовательных годичных слоях торфа реконструировать и картографировать полноту и сомкнутость древостоя в любой из промежутков времени, для которого известны эти данные, т. е. восстановить динамику полярной границы ареала вида.

Выводы

1. Традиционный метод определения времени появления авангардных популяций сосны обыкновенной в местном ландшафте по доле ее пыльцы в общем спектре недостаточно корректен. Более точная дата может быть установлена по абсолютному содержанию пыльцы и индексу плотности «пыльцевого дождя» (ППД) в радиодатированном слое торфяной залежи.

2. Индекс нисходящего потока пыльцы (ППД) сосны в центре ее ареала на порядок выше, чем в низкопродуктивных редколесьях лесотундровой зоны, понижаясь по мере удаления от центра ареала к его полярной границе.

3. На основе региональных закономерностей продуцирования, латерального распространения пыльцы и известных аллометрических соотношений структуры и функций дендроценозов можно допустить, что индекс ППД пропорционален полноте и продуктивности древостоя, гиперболически уменьшаясь по мере удаления от источника пыльцы.

4. В качестве «реперной» величины индекса ППД, отражающей дату появления редколесий сосны в окружающей местности, может быть в первом приближении принята величина, равная 1000 зерен/см^2, выявленная по исследованиям в Лапландии (Hyvärinen, 1975, 1976). Дата поселения сосны определяется по эквивалентному этому индексу ППД абсолютному содержанию ее пыльцы в единице объема радиодатированного годичного слоя торфа.

5. По параметру ППД и известной продуктивности древостоя сосны на ее северной границе для любого радиодатирования периода времени может быть приблизительно рассчитана полнота древостоя и на этой основе реконструирована динамика полярной границы леса.

Благодарности

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-05-48667 и 08-04-00007), Программа Президиума РАН «Биоразнообразие» и совместный проект СО и УрО РАН.

Кабайлене М. Основы спорово-пыльцевого анализа и его проблемы (руководство для научно-исследовательской работы). Вильнюс, 1977. 42 с.

Куприянова Л. А. Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 258—269.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 1996. 159 с.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Санников С. Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. Вып. 101. С. 124—165.

Санников С. Н., Гришина И. В. Экспериментальное изучение дальности разлета пыльцы сосны в древостое // Экология. 1979. № 1. С. 91—93.

Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 2003. 248 с.

Тихомиров Б. А. Данные о заносе пыльцы древесных пород к северу от лесной границы // ДАН СССР. 1950. Т. 71. № 4. С. 753—755.

Филимонова Л. В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.

Birks H. J. B. Holocene isochrone maps and patterns of tree-spreading in the British Isles // J. Biogeogr. 1989. Vol. 16. P. 503—540.

Cheddadi R., Vendramin G. G., Litt T et al. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris* // Global Ecol. Biogeogr. 2006. N 15. P. 271—282.

Davis M. B. Determination of absolute pollen frequency // Ecology. 1966. Vol. 47. N 2. P. 310—311.

Firbas F. Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Erster Band: Allgemeine Waldgeschichte. Jena, 1949. 480 S.

Frenzel B. Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens // Erdwissenschaft. Forschung. Wiesbaden, 1968. Bd 1. 326 S.

Hicks S. Present and past pollen records of Lapland forests // Review of Paleobotany and Palynology. 1994. Vol. 82. P. 17—35.

Hicks S., Bozilova E., Dambach K., Drescher-Schneider R., Latalowa M. Sampling methodologies for the collection of modern pollen data and related vegetation and environment // Paläoklimaforschung. 1998. Bd 27. S. 141—144.

Huntley B., Birks H. J. B. An atlas of past and present pollen maps for Europe 0—13000 years ago. Cambridge etc., 1983. 667 p.

Hyvärinen H. Absolute and relative pollen diagrams from northernmost Fennoscandia // Fennia, 1975. Vol. 142. P. 1—23.

Hyvärinen H. Flandrian pollen deposition rates and tree-line history in northern Fennoscandia // Boreas. 1976. Vol. 5. P. 163—175.

Koski V. A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers // Comm. Inst. For. Fenn., 1970. N 4. 70 p.

Lang G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. Jena etc., 1994. 462 S.

Prentice I. C. Pollen representation, source, area and basin size: toward a unified theory of pollen analysis // Quat. Res. 1986. Vol. 23. P. 76—86.

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // Comm. Inst. For. Fenn. 1962. Vol. 53. P. 198.

Seppä H. Postglacial dynamics of vegetation and tree-lines in the far north of Fennoscandia // Fennia. 1996. Vol. 174. P. 1—96.

Tauber H. Investigations of aerial pollen transport in a forested area // Dansk. Bot. Arkiv. 1977. Vol. 32. P. 1—121.

Willis K., van Andel V. H. Trees or not trees? The environment of central and eastern Europe during the last glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 2369—2387.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576. 312 : 582.736

© Е. С. Черкасова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ РЕДКИХ ВИДОВ *HEDYSARUM* (*FABACEAE*)

E. S. CHERKASOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF RARE SPECIES OF THE *HEDYSARUM* (*FABACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)330-19-86
E-mail: inessa@csbg.nsc.ru

Поступила 24.01.2008

Приведены числа хромосом 6 видов и одного подвида рода *Hedysarum* (*Fabaceae*): *H. zundukii*, *H. grandiflorum*, *H. razoumovianum*, *H. chaiyrakanicum*, *H. gmelinii*, *H. gmelinii* subsp. *setigerum*.

Ключевые слова: числа хромосом, *Hedysarum*, *Fabaceae*.

Анализ чисел хромосом в связи с таксономией, эколого-географической дифференциацией видов и эндемизмом позволяет осуществлять комплексный подход к охране биоразнообразия. Изучение кариотаксономической ситуации у эндемичных, редких, реликтовых видов, а также таксонов на границе ареала дает возможность прогнозировать их отношение к антропогенному воздействию (Пробатова, 2006). Целью данной работы было изучение хромосомных чисел у редких и близких к ним видов рода *Hedysarum* секций *Multicaulia* (Fedch.) и *Subacaulia*. Нами были изучены хромосомные числа у четырех редких видов *Hedysarum*: *H. grandiflorum* Pall. и *H. razoumovianum* Fisch. et Helm из европейской части России, у *H. chaiyrakanicum* Kurbatsky и *H. zundukii* Peschkova, обитающих на юге Сибири. Числа хромосом были также определены у широко распространенного вида с евразийским ареалом — *H. gmelinii* Ledeb. и его подвида *H. gmelinii* subsp. *setigerum* Kurbatsky, произрастющего в горно-степных районах Южной Сибири.

Для трех редких видов — *H. grandiflorum*, *H. razoumovianum* и *H. chaiyrakanicum* — числа хромосом указываются впервые.

Hedysarum zundukii — узколокальный эндемик западного побережья оз. Байкал, весь ареал вида лежит в пределах Ольхонского р-на Иркутской обл. Занесен в Красную книгу РСФСР (1988), где имеет статус редкий вид (3 (R)). В региональной сводке (Красная книга Иркутской области, 2001) данный вид имеет категорию 2 (U) — уязвимый таксон. Растет единичными экземплярами на каменисто-щебнистых шлейфах гор и по крутым степным склонам, сложенным карбонатными породами.

H. zundukii, **2n = 16.** 1. Иркутская обл., оз. Байкал, мыс Зундук. Карбонатный шлейф склона. Голубоостролодочниково-фестуко-копеечниковая степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 2. Там же. 53°24′412″ с. ш. 107°26′334″ в. д.; абс. выс. 498 м над ур. м. Нижняя часть восточного склона, примерно в 100 м от берега Байкала. Борт временного водотока. Голубоостролодочниково-фестуко-копеечниковая степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 3. Там же, 53°24′172″ с. ш. 107°25′458″ в. д., абс. выс. 497 м над ур. м. Остепненный щебнистый склон северо-восточной экспозиции. Дриадово-разнотравная степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 4. Мыс Хужир, 53°22′265″ с. ш. 107°21′355″ в. д., абс. выс. 496 м над ур. м., в 130 м от берега оз. Байкал. Приземнистоосоково-хамеродосово-разнотравная степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 5. Мыс Отто-Хушун. 53°20′478″ с. ш. 107°16′188″ в. д., абс. выс. 516 м над ур. м. Каменисто-мелкощебнистый остепненный склон. Житняково-нетелистнеково-разнотравная степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина.

H. grandiflorum встречается в европейской части России, преимущественно на Приволжской возвышенности, а также на Украине, в Болгарии и Румынии. Приурочен к меловым, известняковым и глинисто-известняковым склонам, в каменистых ковыльных и типчаковых степях (Флора европейской части СССР, 1987). В Красную книгу РСФСР (1988) занесен в статусе 3 (R) — редкий вид.

H. grandiflorum, **2n = 16.** 1. Самарская обл., Сергиевский р-н, окр. пос. Серноводск, юго-западный склон. Типчаково-перистоковыльное сообщество. 2006, В. Н. Ильина. 2. Самарская обл., Кинельский р-н, окр. пос. Усть-Кинельский, памятник природы «Кинельский овраг». Шалфейно-ковыльное сообщество. 2006, В. Н. Ильина.

H. razoumovianum — вид, находящийся под угрозой исчезновения со статусом 1 (Е). Эндемик Поволжья и Южного Урала. Обитает на меловых и мергелистых склонах. Местонахождения вида единичны. Внесен в Красную книгу РСФСР (1988).

H. razoumovianum, **2n = 16.** Самарская обл., Кинельский р-н, окр. пос. Усть-Кинельский, памятник природы «Каменный овраг». Шалфейно-тырсовое сообщество. 2006, В. Н. Ильина.

H. chaiyrakanicum — тувинский эндемик, статус 2(U) — уязвимый таксон (Красная книга Республики Тыва). Ксерофит, растет на известняковых скалах. Известен из окр. г. Новый Шагонар, пос. Хайыракан и Кислых озер в Турано-Уюкской котловине.

H. chaiyrakanicum, **2n = 14.** Тыва, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыракан, гора Хайыракан. Склон юго-восточной экспозиции 40—50°. Каменистая разнотравно-злаковая степь. 2006, И. Ю. Селютина.

H. gmelinii, **2n = 14.** Хакасия, Боградский р-н, окр с. Боград. Разнотравное сообщество на опушке горелого березового леса. 1985, Н. А. Карнаухова.

H. gmelinii, **2n = 14, 28.** Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Шавла. Вторая надпойменная терраса, разнотравно-копеечниково-злаковая ассоциация. 2000, Н. А. Карнаухова.

H. gmelinii, **2n = 28.** Горный Алтай, Онгудайский р-н, перевал Чике-Таман. Злаково-разнотравно-копеечниковый луг. 2004, И. Ю. Селютина. Горный Алтай, Онгудайский р-н, окр. с. М. Яломан, устье р. Сальджар. Разнотравный луг с кустарником. 2004, И. Ю. Селютина. 1. Иркутская обл., оз. Байкал. Мыс Отто-Хушун. 53°20′478″ с. ш., 107°16′188″ в. д., абс. выс. 516 м над ур. м. Каменисто-мелкощебнистый остепненный склон. Разнотравно-ковыльная степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 2. Самарская обл., Шигонарский р-н, окр. с. Климовка, памятник природы «Гора Гусиха». Обнажение мела, гмелинокопеечниковое сообщество. 2006, В. Н. Ильина.

H. gmelinii, **2n = 32.** Горный Алтай, Онгудайский р-н, устье р. Чуя. Петрофитная разнотравно-злаковая степь с кустарниками. Горный Алтай, Онгудайский р-н, окр. с. М. Яломан, устье р. Сальджар. Разнотравный луг с кустарником. 1999, С. Я. Сыева.

H. gmelinii subsp. *setigerum*. **2n = 28.** Иркутская обл., оз. Байкал, о-в Ольхон, в 5 км от мыса Хобой. Осоково-разнотравно-злаковая степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина. 3. Мыс Отто-Хушун. Каменисто-мелкощебнистый остепненный склон. Типчаково-разнотравная степь. 2005, Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина.

По литературным данным, для копеечников известны следующие числа хромосом: *Hedysarum gmelinii* Ledeb 2n = 28; 56, *Hedysarum gmelinii* subsp. *setigerum* Kurbatsky 2n = 14, 28, 32, 48; *H. zundukii* 2n = 14 (Флора Сибири,1994; Малахова, Курбатский, 1992, Числа хромосом.., 1990). Для *H. gmelinii* (Курбатский, Малахова, 2003) приводились числа хромосом, равные 28 и 56, нами были дополнительно выявлены числа 2n = 14, 32.

Представляют интерес сведения, полученные для эндемичного вида *H. zundukii*. Нами было установлено, что во всех изученных популяциях 2n = 16. Это отличается от представленной ранее информации по числу хромосом этого вида (2n = 14). Выявленное нами хромосомное число 2n = 16 подтверждает обособленность этого вида.

По мнению Г. А. Пешковой (2001), *H. zundukii* родствен группе видов: *H. grandiflorum* Pall., распространенному в европейской части России; *H. argyrophyllum* Ledeb., редкому виду, обитающему на юге Урала, но очень близкому к *H. grandiflorum* и *H. elegans* Boiss. et Huet, встречающемуся в горах Кавказа. Нами было установлено, что *H. grandiflorum* также имеет 2n = 16, что, возможно, является еще одним аргументом в пользу данной теории.

Благодарности

Автор выражает благодарность А. А. Красникову за помощь в освоении методики, а также В. Н. Ильиной, Н. А. Карнауховой и И. Ю. Селютиной за предоставленные семена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Курбатский В. И., Малахова Л. А. Числа хромосом для некоторых видов *Hedysarum* L на юге Красноярского края (Минусинская степь) Сибири // Сист. зам. по материалам гербария им. П. Н. Крылова. 2003. № 93. С. 12—13.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Тыва. Новосибирск, 2002. 150 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Малахова Л. А., Курбатский В. И. Числа хромосом для некоторых видов *Hedysarum* L. с территории Сибири // Сист. зам. по материалам гербария им. П. Н. Крылова. 1992. № 89. С. 3—5.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С. и др. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. №. 3. С. 491— 509.

Флора европейской части СССР / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1987. Т. 6. 254 с.

Флора СССР. Л., 1948. Т. 13. 588 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. 280 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae-Menyanthaceae*. Л., 1990. Т. 1. 568 с.

SUMMARY

The chromosome numbers of 6 species and 1 subspecies of the genus *Hedysarum* are presented: *H. zundukii*, *H. grandiflorum*, *H. razoumovianum*, *H. chaiyrakanicum*, *H. gmelinii*, *H. gmelinii* subsp. *setigerum*, chromosome counts for 3 of them having been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species.

УДК 576. 312.35 (582.751.42) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 1

И. В. Носова,[1] А. А. Светлова,[2] Н. Л. Большева,[1] О. В. Муравенко[1]

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ СЕКЦИИ *SYLLINUM* РОДА *LINUM* (*LINACEAE*)

I. V. NOSOVA, A. A. SVETLOVA, N. L. BOLSHEVA, O. V. MURAVENKO.
CHROMOSOME NUMBERS OF THE *LINUM* SECTION *SYLLINUM* (*LINACEAE*) SPECIES

[1] Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН
119991 Москва, ул. Вавилова, 32
Факс (095)135-14-05
E-mail: omur@eimb.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ass1980@mail.ru
Поступила 05.02.2008

Исследованы хромосомные числа 6 видов рода *Linum* (*Linaceae*), принадлежащих к секции *Syllinum*. Число хромосом для вида *L. thracicum* Degen 2n = 28 + 0—5 B было определено впервые. Для видов *L. flavum* L., *L. capitatum* Kit. ex Schultes, *L. tauricum* Willd., *L. campanulatum* L. и *L. elegans* Sprun. ex Boiss. установлено 2n = 28 + 0—6 B. Наличие B-хромосом в кариотипах этих видов показано впервые. Приведены формулы кариотипов изученных видов.

Ключевые слова: хромосомное число, кариотип, B-хромосомы, *Linum*, *Syllinum*.

В настоящее время большинство видов, принадлежащих к обширному роду *Linum* L. (*Linaceae* DC. ex Perleb), цитогенетически мало изучены, что, в первую очередь, связано с малыми размерами и сходной морфологией их хромосом (Ray, 1944; Gill, Yermanos, 1967; Муравенко и др., 2004; Семенова и др., 2006). В настоящее время приводятся разные данные по хромосомным числам не только у дикорастущих видов, но и у сортов культурного вида *L. usitatissimum* L. (2n = 30, 32) (Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1990; Егорова, 1996; Кутузова, 1998; http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html).

Обнаружена существенная вариабельность хромосомных чисел и у видов секции *Syllinum* Griseb. Определены разные хромосомные числа (от 24 до 34) для одних и тех же видов из этой секции (Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1990; база данных IPCN http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html). Иногда авторы указывают для вида по два хромосомных числа, а у вида *L. gyaricum* Vierh в кариотипе отмечена B-хромосома (Chennaveeraiah, Joshi, 1983; Phitos, 1988; Christodoulakis, 1995). Кроме того, секция *Syllinum* является одной из наиболее сложных таксономических групп в роде *Linum*. Имеются разногласия в трактовке и количестве видов этой секции (Светлова, 2006). Секция *Syllinum* содержит около 15 близкородственных видов, распространенных в Средиземноморье, в центральных и южных районах Европы, на Кавказе и в Юго-Западной Азии, которые характеризуются очередными листьями с 2 коричневыми стипулярными железками при основании, иногда опушенными, очень короткими цветоножками, ланцетными, по краям реснитчатыми, с одной килевидно выступающей жилкой чашелистиками, желтыми гетеростильными цветками, коротколинейными или эллиптическими рыльцами. Это многолетние травы или полукустарнички, часто с розетками листьев, сохраняющимися ко времени цветения генеративных побегов (Егорова, 1996; Светлова, 2006, 2007).

Были исследованы морфологические признаки, жизненная форма и особенности анатомического строения семенной кожуры видов *L. flavum* L. (с 2 подвидами), *L. linearifolium* (Jávorka) Juz., *L. mucronatum* subsp. *armenum* (Bordz.) P. H. Davis, *L. tauricum* Willd., *L. pallasianum* Schult., *L. czernjajevii* Klok. и *L. ucranicum* (Griseb. ex Planch.) Czern. (с 2 подвидами), относящихся к секции *Syllinum* (Светлова, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). На основании этих признаков вышеуказанные виды были отнесены к 2 подсекциям. Так, *L. flavum* был помещен в подсекцию *Flava* Svetlova, а все остальные вышеперечисленные виды — в подсекцию *Taurica* Svetlova (Светлова, 2007).

Целью данного исследования было установление хромосомных чисел и формул кариотипа у *L. capitatum*, *L. campanulatum*, *L. elegans*, *L. tauricum*, *L. flavum* и *L. thracicum* секции *Syllinum* и их сравнение у видов, которые по морфолого-анатомическим признакам распределены в разные подсекции.

Материал и методика

Перечень образцов, использованных для исследования хромосомных чисел и формул кариотипа видов рода *Linum*: 1. *L. flavum* L. (2 образца) — Lin 99/89, Lin 1633/83; 2. *L. capitatum* Kit. ex Schultes (3 образца) — Lin 1903/98, Lin 1549/78, Lin 1549/96; 3. *L. campanulatum* L. (1 образец) — Lin 1760/98; 4. *L. thracicum* Degen (2 образца) — Lin 1553/82, Lin 1764/89; 5. *L. tauricum* Willd. (2 образца) — Lin 1611/86, Lin 1604/80; 6. *L. elegans* Sprun. ex Boiss. (1 образец) — Lin 1652/88.

Образцы семян любезно предоставлены Генным банком Института генетики растений и исследования возделываемых растений г. Гетерслебена, Германия.

Хромосомные препараты готовили по методике, описанной ранее (Muravenko et al., 2003; Носова и др., 2005; Семенова и др., 2006). Для окрашивания хромосом использовали флуоресцентный краситель DAPI (4,6-диамидино-2-фенилиндол, Serva) (Schweizer, 1980), который добавляли в количестве 0.125 мкг/мл в среду для заключения препаратов CITIFLUOR (UKC CHEM.LAB).

Метафазные пластинки отбирали на микроскопе Leitz Wetzlar и их изображения регистрировали с помощью черно-белой CCD-камеры QCoolSnep (RoperScientific Inc., США). Хромосомный анализ проводили с использованием компьютерной программы анализа изображения Карио 1.5 (ВидеоТест, РФ). Изучали не менее 30 полных метафазных пластинок каждого образца. Формулы кариотипов определяли согласно методике, разработанной ранее (Агапова, Гриф, 1982).

Опубликованные данные по хромосомным числам были взяты из следующих источников: Болховских и др., 1969, Агапова и др., 1990, база данных IPCN (http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html).

Результаты исследования и обсуждение

Морфометрический анализ выявил значительные колебания хромосомных чисел у видов *L. flavum*, *L. capitatum*, *L. campanulatum*, *L. thracicum*, *L. tauricum* и *L. elegans*: от 28 до 34 хромосом на метафазную пластинку (см. таблицу). Эти колебания наблюдались как между отдельными растениями, так и внутри индивидуального растения за счет изменения числа самых мелких хромосом в кариотипах с числом хромосом больше 28. Вероятно, другие исследователи хромосомных чисел у видов из секции *Syllinum* рода *Linum* сталкивались с аналогичной проблемой. Об этом свидетельствуют не только различия в установленных для одного и того же вида хромосомных числах, но и определение исследователем для вида сразу нескольких хромосомных чисел (Болховских и др., 1969; Phitos, 1988; Агапова и др., 1990; Christodoulakis, 1995; база данных IPCN http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html). Обычно высокий полиморфизм по числу хромосом в кариотипе наблюдается у видов с В-хромосомами (Camacho et al., 2000), однако число хромосом $2n = 30 + 1\,B$ было установлено только для *L. gyaricum* из секции *Syllinum* (Phitos, 1988). Для изученных нами видов, определенные другими авторами числа хромосом также не всегда совпадали (см. таблицу), а для *L. thracicum* данных по хромосомным числам обнаружено не было. На основании собственных результатов и данных других авторов было сделано предположение, что основное число хромосом в диплоидном наборе у всех исследованных видов равно 28, а колебания числа хромосом в их кариотипах наблюдается за счет добавочных или В-хромосом.

Исследование кариотипов показало, что морфология и размеры 28 хромосом в кариотипах изученных видов были практически одинаковы (см. таблицу). Рисунки DAPI-дифференциального окрашивания этих хромосом также имели значительное сходство. Это дало основание полагать, что основной хромосомный набор у всех видов состоит из 14 пар А-хромосом.

Число добавочных мелких хромосом в кариотипах изученных видов изменялось от 1 до 6 на метафазную пластинку и они сохраняли плотную структуру в интерфазных ядрах, что дало основания полагать, что это В-хромосомы (Camacho et al., 2000; Jones, Houben, 2003; Palestis et al., 2004). Обнаруженные добавочные хромосомы обладали и другими свойствами В-хромосом: они содержали большое количество гетерохроматина, а также 5S и 26S рДНК (Носова и др., 2005). Основная часть В-хромосом у всех видов была представлена интенсивно DAPI-окрашенными субметацентриками, меньшего (около 1—1.2 мкм), чем А-хромосомы (1.7—5.8 мкм), размера (см. таблицу).

В результате были составлены формулы кариотипов изученных видов, представленные в таблице. Как можно видеть из таблицы, численный полиморфизм В-хромосом в кариотипах видов секции *Syllinum* может объяснить различия в определении их хромосомных чисел, приводимые ранее другими авторами. Сходство числа и морфологии основного набора хромосом, а также наличие В-хромосом в кариотипах всех изученных видов подтвердило высокую степень их родства. Внутри- и межвидовой полиморфизм числа В-хромосом, а иногда и их морфологии, обеспечил существенное разнообразие кариотипов изученных видов.

Известно, что в природе исследованные в настоящей статье виды очень вариабельны. Особенно это характерно для *L. flavum* и *L. tauricum*, которые могут изменять свои признаки в связи с разными условиями местообитания этих видов на одной территории и с их географическим распространением (Romo, 1989; Егорова, 2000; Светлова, 2006). Только для территории России и Украины для *L. flavum*

Хромосомные числа и формулы кариотипов ряда видов секции *Syllinum* рода *Linum*

Собственные данные					Данные литературы	
виды	число хромосом на пластинку	2n	размер хромосом, мкм	формула кариотипа	2n	авторы
Linum flavum L.	28—33	28	2.6—5.6	K = 1M + 1SM + 5m + 6sm + 1mst + 0—5B	28	Nago, 1941*
					28, 30	Эмме, Щепелёва, 1927**
					28, 30	Chennaveeraiah, Joshi, 1983
					30	Мурин, Ухрикова, 1967*
					30	Kikuchi, 1929*
					30	Ray, 1944
					30, 32	Марценицына, 1927**
					30, 34	Baksay, 1961*
					30	Pogan, Jankun, Wcis, 1989***
					28	Dobeš, Hahn, Morawetz, 1997***
L. thracicum Degen	28—31	28	2.2—5.3	K = 1M + 1SM + 5m + 6sm + 1mst + 1—3B	—	Нет данных
L. capitatum Kit. ex Schultes	28—34	28	1.7—5.0	K = 1M + 1SM + 5m + 6sm + 1mst + 0—6B	24	Kikuchi, 1926*
					28	Ray, 1944
					28	Baltisberger, 1990***
					28	Baltisberger, Huber, 1993***
					34	Chennaveeraiah, Joshi, 1983
L. tauricum Willd.	28—34	28	2.3—5.5	K = 1M + 1SM + 5m + 6sm + 1mst + 1—3B	28	Mugnier, 1981***
L. campanulatum L.	28—30	28	2.5—5.7	K = 1M + 1SM + 6m + 5sm + 1mst + 1—3B	28	De Vilmorin, Simonet, 1929*
					28	Ray, 1944
L. elegans Sprun. ex Boiss.	28—32	28	2.4—5.8	K = 1M + 1SM + 6m + 5sm + 1mst + 1—3B	28	Franzen, Gustavsson, 1983***
					30	Papanicolau, 1984***

Примечание. * — автор цитируется из атласа Болховских и др., 1969; ** — автор цитируется из атласа Агаповой и др., 1990; *** — автор цитируется по электронной базе данных http://mobot.mobot.org/

характерно 2 подвида: *L. flavum* subsp. *flavum* и *L. flavum* subsp. *basarabicum* (Săvul. et Rayss) Svetlova (Светлова, 2006). *L. flavum* subsp. *basarabicum* некоторыми авторами рассматривается как самостоятельный вид *L. basarabicum* (Săvul. et Rayss) Klok. ex Juz. (Оптасюк, 2007, и др.). Для *L. tauricum* известно несколько подвидов: в Крыму и на Кавказе он представлен типовым подвидом *L. tauricum* subsp. *tauricum*, *L. tauricum* subsp. *albanicum* (Janchen) Greuter et Burdet встречается в Сербии, Албании и Греции, *L. tauricum* subsp. *bosphori* P. H. Davis — в Европейской Турции, *L. tauricum* subsp. *bulgaricum* (Podp.) A. Petrova — в Болгарии и Европейской Турции, а *L. tauricum* subsp. *serbicum* (Podp.) A. Petrova — в Сербии и Болгарии (Romo, 1989).

Как показало наше исследование материалов Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Музея естественной истории Венгрии (BP), европейский вид *L. thracicum* морфологически очень сходен с более широко распространенным видом *L. flavum* (Восточная и Центральная Европа, Средиземноморье), а европейские виды *L. capitatum*, *L. campanulatum* и *L. elegans* — с *L. tauricum*. В связи с этим мы можем предположить, что, возможно, *L. thracicum* следует рассматривать как подвид или разновидность *L. flavum*. Таким образом, *L. thracicum*, который по своим признакам близок к *L. flavum*, можно рассматривать в подсекции *Flava*, а *L. capitatum*, *L. campanulatum* и *L. elegans* — в подсекции *Taurica*. Однако этот вопрос требует дополнительного изучения. Полученные нами данные по хромосомным числам у изученных видов не противоречат делению секции *Syllinum* на 2 подсекции.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-81007 и 07-04-00268).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 123—127.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. Т. 1. С. 500—501.

Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. С. 412—414.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—361.

Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 164—176.

Кутузова С. Н. Генетика льна / В сб. Генетика культурных растений (лен, картофель, морковь, зеленые культуры, гладиолус, яблоня, люцерна). СПб., 1998. С. 6—52.

Муравенко О. В., Амосова А. В., Саматадзе Т. Е. и др. Хромосомная локализация 5S и 45S рибосомной ДНК у видов рода *Linum* L. секции *Linum* (syn. = *Protolinum* и *Adenolinum*) // Генетика. 2004. Т. 40. № 2. С. 256—260.

Носова И. В., Семенова О. Ю., Саматадзе Т. Е. и др. Исследование структуры кариотипа и картирование рибосомных генов на хромосомах дикорастущих видов рода *Linum* с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* // Биологические мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 244—248.

Оптасюк О. М. Систематичний огляд роду *Linum* L. флори України // Укр. бот. журн. 2007. Т. 64. № 2. С. 229—241.

Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Syllinum* Griseb. рода *Linum* L. (*Linaceae*) во флоре Восточной Европы и Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2006. Т. 38. С. 143—161.

Светлова А. А. Новые подсекции секции *Syllinum* Griseb. рода *Linum* L. (*Linaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 220—221.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868—1875.

Семенова О. Ю., Саматадзе Т. Е., Зеленин А. В., Муравенко О. В. Сравнительное изучение геномов видов льна секций *Adenolinum* и *Stellerolinum* с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) // Биологические мембраны. 2006. Т. 23. № 6. С. 453—460.

Camacho J. P., Sharbel T. F., Beukeboom L. W. B-chromosome evolution // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Bot. Biol. Sci. 2000. Vol. 355. P. 163—178.

Chennaveeraiah M. S., Joshi K. K. Karyotypes in cultivated and wild species of *Linum* // Cytologia. 1983. Vol. 48. P. 833—841.

Christodoulakis D. A new subspecies of *Linum gyaricum* (*Linaceae*) from Greece // Nord. Journ. Bot. 1995. Vol. 15. N 2. P. 145—147.

Gill K. S., Yermanos D. M. Cytogenetic studies on the genus *Linum* II. Hybrids among taxa with nine as the haploid chromosome number // Crop science. 1967. Vol. 7. P. 627—631.

Jones N., Houben A. B-chromosomes in plants: escapes from the A-chromosome genome // Trends. Plant Sci. 2003. Vol. 8. P. 417—423.

Muravenko O. V., Amosova A. V., Samatadze T. E. et al. 9-Aminoacridine-an efficient reagent to improve human and plant chromosome banding patterns and to standardize chromosome image analysis // Cytometry. 2003. Vol. 51. P. 52—57.

Palestis B. G., Trivers R., Burt A., Jones R. N. The distribution of B-chromosomes across species // Cytogenet. Gen. Res. 2004. Vol. 106. N 2—4. P. 151—158.

Phitos D. Chromosome numbers in some species of the Greek flora // Botanika Chronika. 1988. Vol. 8. P. 45—50.

Ray C. Cytological studies on the flax genus (*Linum*) // Amer. Journ. Bot. 1944. Vol. 31. P. 241—248.

Romo A. M. Linaceae / Eds in W. Greuter, H. M. Burdet, G. Long. Med-Checklist. Genève, 1989. Vol. 4. P. 216—226.

Schweizer D. Fluorescent chromosome banding in plants: applications, mechanisms and amplications for chromosome structure // The Plant Genome / Eds in D. R. Davids, D. A. Hopwood. Norwich. U. K., 1980. P. 61—72.

SUMMARY

Chromosome numbers of 6 species of *Linum* section *Syllinum* (*Linaceae*) have been studied. The chromosome number of the species *L. thracicum* Degen (2n = 28 + 0—5 B) was discovered for the first time. For *L. flavum* L., *L. capitatum* Kit. ex Schultes, *L. tauricum* Willd., *L. campanulatum* L. and *L. elegans* Sprun. ex Boiss., the numbers 2n = 28 + 0—6 B were confirmed. B-chromosomes were first discovered in the karyotypes of studied *Linum* species. Karyotype formulas of the studied species are presented.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]

А. В. ТУГАНАЕВ, В. В. ТУГАНАЕВ. СОСТАВ, СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ АГРОЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (ЛЕСНАЯ И ЛЕСОСТЕПНАЯ ЗОНЫ) В СРЕДНЕВЕКОВЬЕ (VI—XVI вв. н. э.). Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2007. 198 с.

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. *A. V. TUGANAEV, V. V. TUGANAEV.*
THE COMPOSITION, STRUCTURE AND EVOLUTION OF THE AGROECOSYSTEMS
OF THE EUROPEAN RUSSIA (FOREST AND FOREST-STEPPE ZONES)
IN THE MIDDLE AGES (VI—XVI CENTURIES A. D.).
Izhevsk: Udmurtian university Publishing house, 2007. 198 p.

[1] Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
E-mail: geobotanika@rumbler.ru
[2] Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 2а

Поступила 15.04.2008

В умеренной полосе Европы растениеводство появилось значительно позже, чем в расположенных южнее древних очагах земледельческой цивилизации. Его возраст не превышает 2.5—3 тысяч лет. В рецензируемой монографии рассмотрен процесс становления флоры культурных растений и их спутников — сорняков в умеренной полосе Восточной Европы. Авторы исследовали оригинальный археологический материал ряда раскопок Волжско-Камского края и включили в содержательный анализ проблемы большой массив данных литературы. Это позволило воссоздать историю возделывания культурных растений на обширной территории, включающей Россию, Украину, Белоруссию и страны Балтии. Монография является оригинальным научным трудом в области агроботаники, написанным не агрономами, а компетентными ботаниками.

Земледелие — это часть культуры этносов в понимании Л. Н. Гумилева, и потому невозможно рассмотреть историю становления агрорастительности в отрыве от истории народов, которая в исследованном обширном регионе была достаточно сложной и во многом определялась татаро-монгольским нашествием и его последствиями. Достоинство монографии — полное владение авторами знаниями по истории народов Восточной Европы в период средневековья.

С самого начала сделаем одно замечание. Не следовало включать в название книги термин «агроэкосистема», которым обозначается функциональное единство почв, агроценозов, фрагментов естественной растительности, сельскохозяйственных животных, спонтанной фауны и др., связанных потоками вещества и энергии. Если бы вместо термина «агроэкосистема» было использовано понятие «агрофитоценоз» (или «агрорастительность»), название книги более точно соответствовало бы ее содержанию.

В монографии 6 глав. Глава 1 — «Предисловие. Цели и задачи исследований», глава 2 — «Физико-географическая характеристика лесной зоны европейской части России». При описании природных условий особое внимание авторы уделяют изменениям климата в голоцене, что повлияло на миграцию народов.

Глава 3 — «История раннего земледелия на территории лесной и лесостепной части Европейской России (до V—VI вв. н. э.)» . Рассмотрению результатов исследований авторы предпослали содержательный очерк истории культурных и сорных растений в древних очагах земледелия по данным литературы (Букинич, 1924; Вавилов, 1927, 1965; Никитин, 1957; Комаров, 1958; Жуковский, 1964; Писарев, 1964, и др.).[1] Обсуждается интересное понятие праагроценозов — зарослей предков культурных растений, в которых человек на этапе собирательства мог более эффективно проводить заготовку зерна. Праагроценозы формировались в горных местообитаниях с теплым климатом, достаточной увлажненностью и на подвижных субстратах. В этих сообществах обитали не только предки культурных растений, но и их спутники — будущие сегетальные сорные растения.

Авторы пишут о досредневековых археологических славянских культурах на рубеже нашей эры, которые сформировались под влиянием опыта земледелия на Кавказе, в Крыму и южных районах Причерноморья, где обитали греческие и другие земледельческие племена. В это время появилось оседлое земледелие, и возделывались просо, ячмень, полба-двузернянка. Со ссылкой на работы Г. А. Пашкевич (1988, 1991) указывается, что на полях, кроме того, произрастали горох, чечевица, чина, конопля, лен и даже рыжик. «Таким образом, лесная и лесостепная зоны европейской части СНГ и территория Прибалтики к началу средневековья характеризовались заметным распространением здесь земледелия, имеющего преимущественно подсечно-огневой характер» (с. 29).

Глава 4 — «Состав возделываемых культур и засорителей европейской части России в средневековье (VI—XVI вв. н. э.)». Подробная характеристика земледелия дана на фоне панорамы этнических и социально-экономических процессов. В тексте много таблиц, обобщающих результаты археологических исследований и документирующих состав возделываемых культур и сорных растений. Отдельно анализируется растениеводство периода раннего (до X в.) и развитого (X—XVI вв.) средневековья в условиях лесной зоны восточной Европы — Киевской Руси, Белоруссии, стран Балтии.

В раннее средневековье «земледелие было распространено не только среди славян, но и среди финно-угорских и тюрко-язычных народов. Миграция народов способствовали укреплению земледельческих связей между разными этносами, что сказалось на относительном однообразии состава и техники ухода за возделываемыми культурами и обработки почвы» (с. 43).

«Посевы в большинстве случаев представляли собой смеси крупнозерновых (пшеница, рожь, овес, ячмень), мелкозерновых (просо обыкновенное, чумиза), мелкосеменных бобовых (бобы, горох, чина, чечевица) культур. В чистом виде удавалось культивирование лишь технических растений (конопля, лен) и экологически и биоморфологически самобытных репы, капусты и проса. В западной части России наибольшее обилие имели пшеница мягкая и ячмень, в восточной — полба-двузернянка, просо, пшеница и ячмень; на территории современной Украины — просо, ячмень, полба-двузернянка» (с. 44).

---

[1] Работы, цитированные в монографии, в библиографию к рецензии не включены.

Особое внимание уделяется анализу оригинальных данных состава возделываемых культур и сорных растений Вятско-Камского междуречья и территории государства Булгар (большая часть его приходится на современный Татарстан). Для характеристики первого района привлекаются результаты археологических раскопок городищ Иднакар, Весьякар и Гурьякар, расположенных близ г. Глазова, для второго — 12 памятников.

В Волжской Булгарии в домонгольское и послемонгольское время состав возделываемых культур был достаточно стабильным и включал просо посевное и итальянское, пшеницу мягкую, полбу-двузернянку, ячмень обыкновенный. Возделывались также рожь, овес, пшеница карликовая. «В целом посевы булгарских полей, как впрочем, по всей тогдашней Руси, отличались полидоминантностью, чистые, монодоминантные агроценозы были редкостью» (с. 74). Весьма интересно, что опыт средневековой поликультуры сегодня широко используется в экологически ориентированном растениеводстве: поликультуры полнее, чем чистые посевы, используют ресурсы среды, дают более устойчивые урожаи в разные по климату годы и закрыты от внедрения сорняков (Прохоров и др., 2005; Миркин, Наумова, 2006).

Состав сорных растений поражает своим сходством с современной сегетальной флорой полей. Обычными были *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Fallopia convolvulus*, виды рода *Galeopsis*, *Sinapis arvensis*, *Setaria viridis*, *Centaurea cyanus* и др.

В главе 5 «История культурных и сорных растений и систем земледелия в лесной и лесостепной зонах европейской части России в средневековье (V—XVI вв.)» дается анализ истории формирования культурной и сорно-полевой флоры в контексте характеристики экологии и биологии отдельных видов. Подробно описываются виды пшеницы (*Triticum aestivum*, *T. dicoccum*, *T. compactum*, *T. durum*), ячменя (*Hordeum vulgare*, *H. lagunculiforme*) и проса (*Panicum miliaceum*, *P. italicum*), рожь, овес, гречиха, лен. По Л. И. Говорову (1937), рассматривается филогенетическая система рода горох. Описана история возделывания конских бобов, репы, конопли, вики и др.

К числу наиболее интересных относится раздел «Сорные растения и засоренность полей». Авторы подчеркивают, что всю историю земледелия следует рассматривать под углом зрения борьбы с сорняками, которые удивительно «жизнестойки и назойливы». Основная часть сорных растений — заносные виды-антропохоры. По времени их появления предлагается различать всего три группы: археофиты — иммигранты раннеземледельческого времени, кенофиты — пришельцы позднесредневекового времени, когда образовалось Российское государство, и неофиты — растения, освоившие новые для себя территории за последние 100 лет.

«В каждом физико-географическом и административном регионах соотношение между указанными категориями, устанавливаемыми по времени иммиграции, могут быть разными. Так, рожь обыкновенная, озимая в восточных районах (Приуралье, Среднее Поволжье) является кенофитом, в то время как в Прибалтике, на Украине и в центральной части России — археофитом. *Delphinium consolida* для большей площади европейской части СНГ и Прибалтики является археофитом, а для востока европейской части России он кенофит. То же самое можно сказать о *Raphanum raphanistrum*: к западу от Волги и Оки редька, скорее, археофит, а восточнее Волги она известна лишь с начала XX в., следовательно, она, скорее неофит, нежели кенофит» (с. 126).

Большой интерес представляет таблица 24 «Сводная таблица состава засорителей полей посевов раннего и среднего средневековья (VI—XV вв.) лесной и лесостепной зон Европейской России, Белоруссии, Украины и Прибалтики», в которой обобщены данные о распространении 137 видов сегетальных сорных растений.

В заключение главы рассматривается эволюция систем земледелия (подсечно-огневой, залежной, переложно-залежной, переложной) и появление первых плодосменов — паровой системы («двухполки») и трехпольной (яровые, озимые, пар).

Небольшая по объему глава 6 «Агрофилоценогенез на территории лесной лесной и лесостепной части Европейской России» (заключение) открывается обсуждением роли неолитической революции и перехода от собирательства к возделыванию культурных растений. Это позволило значительно снизить величину «кормовой площади», необходимой каждому представителю Homo sapiens, и резко увеличить народонаселение планеты. Общими тенденциями развитие растениеводства в средневековье были переход от поликультуры к чистым посевам, широкое развитие подсечно-огневой системы и постепенное совершенствование орудий обработки почвы. Именно появление железных плугов позволило расширить ареал земледелия за счет более южных районов, где плодородные черноземы были закованы в панцирь плотной дернины. Освоение черноземных почв было одной из причин формирования лесостепных ландшафтов и наступления степи на лес.

Заметим лишь, что название этой главы не вполне удачно. Ценогенез предполагает сопряженную эволюцию видов, входящих в ценоз. При развитии агрорастительности никаких сопряженных процессов не было, и эволюция культурных растений под влиянием естественного отбора и изменения их географии были индивидуальными. Они определялись характером климата и социально экономическими факторами. Даже сорные виды в большинстве своем адаптировались не к культурным растениям, а к типам почв и системе их обработки. Главу следовало назвать «История агрорастительности...».

В приложении к книге включены: картограмма разделения южнолесной и лесостепной областей Европейской России; схема палеоэтноботанических находок на территории Вятско-Камского Предуралья и Среднего Поволжья; описание методики работы; признаки для определения культурных растений по семенам и плодам в археологических образцах; список (на русском и латинском языках) растений, упомянутых в тексте; словарь культур, народностей, городищ, царств, общностей, упоминаемых в книге; список таблиц, приведенных в тексте; фотографии плодов и семян культурных растений.

Высказанные замечания (все они носят характер пожеланий) не влияют на общую самую положительную оценку рассмотренной монографии. Эта книга — весомый вклад в агроботанику, которая в последнее десятилетия попала в число пасынков науки о растениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Рец. В. Н. Прохоров, Н. А. Ламан, К. Г. Шашко, В. М. Кравченко. Физиолого-экологические основы оптимизации продукционного процесса агрофитоценозов (поликультура в растениеводстве). Минск, 2005. 370 с. // Усп. современной биологии. 2006. Т. 126. № 6. С. 618—621.

Прохоров В. Н., Ламан Н. А., Шашко К. Г., Кравченко В. М. Физиолого-экологические основы оптимизации продукционного процесса агрофитоценозов (поликультура в растениеводстве). Минск, 2005. 370 с.

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) + 574.5

© **О. В. Степаньян, Г. В. Ковалева**

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ АЛЬГОЛОГИИ» (РОСТОВ-НА-ДОНУ, 9—13 ИЮНЯ 2008 г.)

O. V. STEPANJAN, G. V. KOVALEVA. THE INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE «MODERN PROBLEMS OF ALGOLOGY» (ROSTOV-ON-DON, RUSSIA, 9—13 JUNE, 2008)

Южный научный центр РАН
344006 Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41
E-mail: step@mmbi.krinc.ru
Поступила 08.08.2008

9—13 июня 2008 г. в Южном научном центре РАН (г. Ростов-на-Дону) проходила Международная научная конференция «Современные проблемы альгологии». С приветственным словом к участникам конференции обратились Председатель ЮНЦ РАН академик РАН **Г. Г. Матишов** и постоянный эксперт Комиссии по защите Черного моря **В. Великова**. Г. Г. Матишов подробно осветил экологические проблемы, которые возникают при хозяйственном освоении арктических и южных морей России, а также показал значимость морских биологов, в том числе альгологов, при решении современных проблем морской инженерной экологии.

В работе конференции приняли участие более 100 альгологов, прибывших из различных городов России — от Калининграда до Владивостока, а также из Украины и Турции. Было заслушано 44 устных доклада (из них 17 пленарных) и представлено 32 стендовых сообщения.

На конференции обсуждались различные теоретические и методические вопросы изучения морских и пресноводных водорослей, влияние глобальных климатических процессов и деятельности человека на биоразнообразие и экологию водорослей, молекулярные и морфологические основы таксономии водорослей. Приведены результаты современных исследований в области флористики, экологии и географии водорослей, использовании водорослей в оценке качестве водной среды, токсичности водорослей и проблемы «цветения» воды. В ряде докладов рассмотрены результаты использования микроводорослей в биостратиграфии, палеоокеанологии, палеоэкологии.

В центре внимания участников конференции были доклады **В. Великовой, Г. М. Воскобойникова, Т. Ю. Орловой, Л. Г. Корневой, В. К. Орлеанского, Л. М. Теренько, Л. И. Рябушко, С. И. Бардана, С. В. Александрова, А. П. Ольштынской, В. Н. Никулиной, В. А. Силкина, М. В. Макарова, Е. А. Ходякова, Л. И. Калиты** и многих других специалистов.

Доклад **В. Великовой** (Permanent Secretariat Commission on the Protection of the Black Sea, Istanbul, Turkey) «Обнаружение новых видов и распространенные ошибки в определении динофлагеллат Черного моря» открыл серию сообщений, посвященных, с одной стороны, современным методам исследований микроводорослей, а с другой — проблеме «цветения» воды, столь актуальной практически для всех морских водоемов. Докладчиком убедительно показано, что только комплексное использование световой и сканирующей электронной микроскопии с современным программным обеспечением для визуализации рассматриваемых объектов поможет избежать ошибок при определении микроводорослей, в частности динофлагеллат, это устраняет имеющуюся путаницу в определениях и позволяет провести достоверную оценку разнообразия морских водорослей.

Т. Ю. Орлова (Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия) с докладом «Токсичные микроводоросли дальневосточных морей России: состояние и перспективы исследований» продолжила тему, затронутую предыдущим докладчиком. Рассказав об особенностях молекулярно-генетической идентификации динофлагеллат и диатомовых водорослей, вызывающих «красные приливы», докладчик отметила, что необходимо учитывать огромный «семенной» материал в виде цист и спор микроводорослей, которые при определенных климатических условиях являются инициаторами токсичных «цветений». В последние годы резко возросло разнообразие и количество вредоносных микроводорослей в дальневосточных морях России, концентрации токсинов в морской воде приближаются к опасному порогу, при которых страны Азиатско-Тихоокеанского региона и Евросоюза вводят ограничения на добычу морепродуктов. По мнению Т. Ю. Орловой, необходимо создание Государственной региональной службы мониторинга вредоносных «цветений» водорослей.

О ситуации с развитием токсичных микроводорослей в прибрежной зоне северо-западной части Черного моря рассказала **Л. М. Теренько** (ОФ ИнБЮМ НАНУ, Одесса, Украина). В докладе «Динофитовые водоросли Черного моря и их роль в планктонном сообществе» освещена роль динофлагеллат, которые, по последним данным автора, могут формировать более 35 % биомассы фитопланктонного сообщества. Отмечается увеличение количества вредоносных водорослей в планктоне, что Л. М. Теренько связывает со снижением роли диатомовых водорослей в планктоне Черного моря и изменениями гидролого-гидрохимического режима некоторых районов прибрежья. Массовое развитие динофлагеллат может быть индикатором экстремально эвтрофных вод.

«Цветение» других, не менее опасных, синезеленых водорослей в водах Балтики рассмотрено в докладе **С. В. Александрова** (АтлантНИРО, Калининград, Россия) «Влияние „цветения" синезеленых водорослей на состояние экосистемы Куршского залива Балтийского моря». В докладе отражены результаты исследования влияния *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* на экосистему Куршского залива, в том числе и на ее высшие звенья — рыб. Приводится оценка степени поражения основного рыбохозяйственного объекта Куршского залива — леща (Abramis brama L.), при этом патологические морфологические и гистологические изменения автор связывает с влиянием синезеленых водорослей.

Использование водорослей при оценке качестве водной среды было освещено в работе **В. Н. Никулиной** (ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия) «Экологическая характеристика эстуария реки Невы по многолетним исследованиям фитопланктона». На основании многолетних исследований фитопланктона эстуария р. Невы показано, что степень загрязнения лучше характеризуется по видовому составу водорослей, а степень эвтрофирования — по таким структурным показателям, как средняя сезонная биомасса фитопланктона, количественное развитие и видовой состав синезеленых водорослей.

Л. В. Разумовский (Институт водных проблем, Москва, Россия) в докладе «Оценка трансформации пресноводных экосистем методом диатомового анализа» показал применение оригинального метода графического сопоставления таксономических пропорций в диатомовых комплексах и использование ряда теоретических и практических разработок автора для оценки состояния пресных водоемов.

Влияние деятельности человека на экосистемы крупных рек рассмотрено **Л. Г. Корневой** (ИБВВ РАН, Ярославская обл., пос. Борок, Россия) в докладе «Влияние строительства водохранилищ и климата на фитопланктон крупных равнинных рек». Показано, что с момента зарегулирования крупных рек России реакцией речных экосистем стало постоянно увеличивающееся обилие синезеленых водорослей, при этом одновременно снижается разнообразие других компонентов планктонных фитоценозов.

Ряд докладов был посвящен вопросам использования водорослей в биостратиграфии, палеоокеанологии и палеоэкологии. **А. П. Ольштынская** (Институт геологических наук НАН Украины, Киев, Украина) в докладе «Ископаемые диатомовые водоросли Украины: значение для биостратиграфии и палеоэкологии» подробно осветила роль диатомовых водорослей в биостратиграфии. По последним представлениям, современный состав диатомовой флоры Черноморско-Каспийского региона начал формироваться в конце среднего миоцена, около 13—10 млн. лет назад, в существовавших полуморских и солоноватоводных сарматских водоемах. На протяжении неогена и плейстоцена происходило чередование морских, солоноватоводных и пресноводных диатомовых сообществ, связанное с гляциоэвстатическими трансгрессиями и колебаниями солевого режима бассейна. С начала голоцена возобновившаяся связь со Средиземным морем способствовала миграции в Черное море средиземноморских диатомей и формированию в нем диатомовой флоры современного состава.

Особый интерес вызвал доклад «Космос—биожизнь—водоросли—почва—социальные отношения: природные наблюдения, эксперименты, версии» и серия стендовых сообщений, представленных **В. К. Орлеанским** (Институт микробиологии РАН, Москва, Россия). Докладчик рассказал о работе большого коллектива специалистов, которые разрабатывают оригинальные теоретические и практические вопросы связанные с происхождением жизни на нашей планете. В качестве модельных объектов использованы синезеленые водоросли из водоемов с различными характеристиками. Так, было выявлено, что водоросли порядка *Oscillatoriales* имéют ряд специфических особенностей и могут формировать слоистые биопленки различной толщины с минеральными прослойками. Обнаружено, что каждый слой сохраняет свою автономность. Нити растут по поверхности минеральных осадков, по стенкам стеклянных лабораторных сосудов, прикрепляются к пленке поверхностного натяжения воды или к соседней нити, формируя своеобразные жгуты (тяжи) из нескольких нитей. Обладая своеобразным «осциллаторным» движением, нити оплетают минеральный осадок дна водоема, скрепляют его, предохраняя от размывания. Выяснена прочность поверхности альгобактериального мата и установлено, что нити, оплетая газовые пузыри, могут удерживать их на водорослевой поверхности. Такие «организмы» обладают своеобразным «биополем», в определенные моменты нити водорослей могут группироваться, «разбегаться», формировать линейные структуры, «ловчие сети» и т. д. Докладчик рассматривает «поведение» таких форм, как пример адаптации к экстремальным условиям и как яркое свидетельство способности живой материи к самоорганизации.

В докладе **Г. М. Войскобойникова** (ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, Россия) «Исследования макрофитов Баренцева моря: история и направления» была представлена история альгологических исследований Баренцева моря. В последние годы (1995—2008 гг.) исследования макрофитов Баренцева моря в ММБИ развиваются по нескольким взаимосвязанным направлениям. Не потеряли свою актуальность флористические исследования, только для мурманского побережья описано около десяти новых видов, значительно расширены представления о северо-восточной границе ареала *Laminari hyperborea*. Продолжены исследования видового состава водорослей и особенностей их распределения в удаленных и труднодоступных арктических районах Баренцева моря. Докладчик подчеркнул, что наибольшее развитие получили экофизиологические и биохимические исследования водорослей. Проанализировано влияние света (интенсивность, фотопериод, спектральный состав), температура, солености, гидродинамических условий на жизнедеятельность макрофитов. Проведен цикл экспериментальных работ по влиянию тяжелых металлов и нефтепродуктов на морфофункциональные показатели водорослей. Выявлено, что в ходе онтогенеза макрофитов направленность генеральной жизненной функции определяет изменения в их морфологии, ультраструктуре, химическом составе, фотосинтетических компонентах. Сотрудники лаборатории описали и исследовали два пути старения хлоропластов макрофитов: первый — по аналогии с хлоропластами листопадных растений, а второй — вечнозеленых. В Лаборатории альгологии ММБИ разработаны научные основы аквакультуры ламинариевых и фукусовых водорослей, определена перспективность плантационного выращивания макрофитов, в том числе создания плантаций двойного назначения: для получения биомассы и очистки поверхности воды от нефтяного загрязнения. Многолетние природные наблюдения и лабораторные эксперименты сотрудников лаборатории показали, что прогнозирование развития прибрежных фитоценозов возможно только с учетом всего комплекса биологических особенностей макрофитов: диапазона толерантности, репродуктивных способностей, скорости роста, продолжительности жизни и т. д., а также локальных условий мест обитания: освещенности, температуры, интенсивности движения воды, солености, субстрата, концентрации токсикантов, наличия фитофагов. Биохимические исследования морских водорослей показали, что химический состав макрофитов зависит от систематической принадлежности, возраста, участка слоевища, условий произрастания и времени года. Общей тенденцией сезонных изменений у всех водорослей является увеличение содержания пигментов (хлорофиллов, каротиноидов, фикобилинов) с уменьшением уровня освещенности. Запасы и возможность быстрого восстановления зарослей фукусовых водорослей, содержание уникальных биологически активных веществ и наличие комплексной технологии переработки позволяют рекомендовать активизацию промысла фукусовых водорослей на побережье Баренцева моря. В то же время Г. В. Воскобойников с сожалением отмечает, что при запасах ламинарии в 300 тыс. тонн объем добычи не превышает 200 тонн, а промысел фукусовых водорослей отсутствует.

Флористическим исследованиям было посвящено значительное число докладов. Так, например, **М. С. Селина** (Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия) в докладе «Флористические исследования бентосных динофлагеллат Японского моря» подробно рассказала об изучении бентосных динофлагеллат — малоизученной группы водорослей, которая играет важную роль в образовании и трансформации органических веществ в морских экосистемах. **И. В. Стоник** (Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия) в докладе «Диатомовые водоросли рода *Pseudo-nitzshia* из дальневосточных морей России: некоторые итоги изучения» остановилась на исследованиях морских планктонных диатомовых рода *Pseudo-nitzshia*.

Показана сложность идентификации видов рода, которая требует применения электронной микроскопии. Рассказано о применении метода высокоэффективной жидкостной хроматографии (HPLC) для идентификации диатомовых водорослей. **Л. И. Рябушко** (ИнБЮМ НАНУ, Севастополь, Украина) рассказала о современном состоянии изученности микрофитобентоса Черного моря. По оценке докладчика, в настоящее время таксономическая структура микрофитобентоса Черного моря представлена семью отделами, 15 классами, 53 порядками, 101 семейством, 221 родом, 980 видами. Ведущими группами являются диатомовые и синезеленые водоросли. В течение года в размерной структуре популяций микрофитобентоса преобладают мелкоклеточные формы до 60 мкм, что особенно характерно для эвтрофных вод моря. Зарегистрировано 2 пика численности и биомассы микроводорослей от жизненных циклов водорослей, температуры, глубины, характера субстрата, биогенных элементов, трофического фактора и др.

Работы альгологов ММБИ **С. И. Бардана** «Оценка применимости гелиогенной энергетической шкалы к циклическим процессам биотических компонент на примере Баренцева моря и озера Имандра» и **М. В. Макарова** «Механизмы существования бурых водорослей в период полярной ночи: функциональная дифференциация и гетеротрофия» посвящены влиянию солнечной активности и природных ритмов на микро- и макроводоросли. С. И. Барданом представлены новые теоретические разработки и математические инструменты для анализа циклических процессов в пелагических экосистемах. М. В. Макаровым на примере большого количества экспериментальных данных и натурных наблюдений показано, что сохранение жизнеспособности ламинарии сахаристой в период полярной ночи обеспечивается функциональной специализацией и морфологическими особенностями различных участков пластины, а фукоидов — возможностью перехода с фотоавтотрофного на гетеротрофный способ питания. Данная способность характеризует фукусовые водоросли как факультативных гетеротрофов и, по-видимому, является важным фактором, обеспечивающим существованием макрофитов в высоких широтах.

Прикладные аспекты использования водорослей были рассмотрены в докладах **Е. А. Ходякова** (Волгоградское отделение ГосНИОРХ, Волгоград, Россия) «Предотвращение „цветения" водоемов синезелеными водорослями и улучшение качества воды путем ее биологической реабилитации», **В. А. Силкина** (ЮО ОИ РАН, Геленджик, Россия) «Механизмы регуляции культуры водорослей», **Е. Б. Гольдина** (Южный филиал «Крымский агротехнологический университет» Национального аграрного университета, Симферополь, Украина) «Интенсивное культивирование *Microcystis aeruginosa* и контроль численности растительноядных насекомых», а также других коллег.

В завершении работы конференции прошла дискуссия, в ней приняли участие более десяти ведущих специалистов.

Открыл дискуссию **Г. М. Воскобойников** (ММБИ КНЦ РАН), отметив, что Международная альгологическая конференция проводится в Ростове-на-Дону впервые за более чем столетнюю научную историю города, и очень отрадно, что ЮНЦ РАН стал площадкой для обсуждения самых актуальных проблем науки о водорослях. Подобные мероприятия в настоящее время необходимы, особенно с привлечением зарубежных исследователей, к сожалению, в работе конференции приняло участие очень небольшое число молодых специалистов из местных научных организаций и ростовских вузов. Подводя итоги конференции, Г. М. Воскобойников отметил наиболее актуальные проблемы, требующие оперативного решения и усиления исследований, это вопросы систематики и происхождения водорослей, влияние климата и деятельности человека на морскую среду, экофизиологии и культивирования водорослей. На примере работ ММБИ Г. М. Воскобойников показал, что роль альгологических исследований во все возрастающем потоке инженерно-экологических изысканий и ОВОСов значительно повысилась.

В. Великова (Permanent Secretariat Commission on the Protection of the Black Sea, Istanbul, Turkey) отметила высокий уровень представленных докладов. Среди наиболее актуальных проблем, требующих объединения усилий ученых разных стран Средиземно-Черноморского бассейна, по мнению В. Великовой, являются ревизия и создание новых определителей и атласов по фитопланктону, фитобентосу и цистам водорослей. Для этого необходимо объединить специалистов, проведя ряд рабочих встреч в ЮНЦ РАН (Россия), ИнБЮМ НАНУ (Украина) и Комиссия по защите Черного моря (Турция). Необходима консолидация научных организаций, имеющих современное оборудование и высокопрофессиональных специалистов, в это число, несомненно, входит ЮНЦ РАН. В. Великова заметила, что в последнее время снижается интенсивность контактов между учеными стран Средиземноморья, особенно Восточной Европы, для решения этой проблемы необходимо новое информационное пространство в сети Интернет, и такую площадку для общения морских альголов и других специалистов готова предоставить Комиссия по защите Черного моря.

А. П. Ольштынская (Институт геологических наук НАНУ, Украина) отметила, что палеоэкологические исследования имеют большую ценность для понимания современных изменений климата. Она подчеркнула, что необходимо объединение российских и украинских специалистов, создание единого научного пространства, осуществление совместных проектов. Как член редакционной коллегии Международного журнала «Альгология» А. П. Ольштынская пригласила российских специалистов активней печататься и освещать насущные вопросы альгологии в журнале.

В. А. Силкин (ЮО ИО РАН) отметил, что в настоящее время в России наблюдается спад альгологических исследований. Как одно из следствий — очень незначительное число работ по динамической экологии и другим проблемам, которые за рубежом в настоящее время востребованы. Дискутируя с некоторыми выступавшими на конференции специалистами, В. А. Силкин высказался против имеющихся оценок состояния водных экосистем с использованием только небольших групп водорослей, так как Природа намного сложней и богаче в своих многоуровневых связях и исследование указанных процессов должно носить комплексный характер.

С. Г. Калининой из Волгоградского отделения-филиала ГосНИОРХ была затронута проблема «цветения» воды и методы борьбы с избыточным развитием водорослей на замкнутых акваториях пресноводных водохранилищ и озер. Отмечено, что «цветение» воды актуально практически для всех типов водоемов: морских и пресноводных, проточных и непроточных, искусственных и природных. По мнению волгоградской коллеги, необходима активная разработка новых биологических методов борьбы с «цветением» водоемов. Именно в этом направлении работает Волгоградское отделение ГосНИОРХа, а метод «альголизации» позволяет успешно решить указанную проблему.

В. К. Орлеанский (МГУ, Москва) рассказал о роли цианопрокариот в возникновении и развитии жизни на Земле, отметив, что даже на относительно простых экспериментальных моделях и природных аналогах можно получить интересные результаты по фундаментальным проблемам.

После активной дискуссии было принято решение конференции. Докладчики и участники конференции, отмечая важность обсуждаемых вопросов для фундаментальной науки и решения широкого круга экономических и социальных проблем, предложили:

1. Считать крайне полезным состоявшийся в рамках Международной конференции обмен информацией и обсуждение современных проблем альгологии.

2. Поддержать инициативу проведения специализированных международных конференций и семинаров по ключевым вопросам альгологии на базе ЮНЦ РАН и ИнБЮМ НАН Украины.

3. Участники Международной конференции благодарят Российский фонд фундаментальных исследований за финансовую поддержку конференции, приносят искреннюю благодарность председателю Южного научного центра РАН академику Геннадию Григорьевичу Матишову, научному и организационному комитету за организацию конференции и теплый прием участников, а также за прекрасно изданный сборник материалов.

Для участников конференции была организована обширная культурная программа, экскурсии по г. Ростов-на-Дону и ст. Старочеркасской, которые оставили самые яркие и теплые воспоминания и помогли лучше понять красоту донского края, а некоторые участники конференции прошли древний обряд посвящения в донские казаки. Вечернее обсуждение проблем альгологии за дружеским ужином позволило в непринужденной обстановке обменяться мнениями, а в вечерних дискуссиях по самым актуальным проблемам альгологии принимали участие как маститые ученые, так и молодые аспиранты и научные сотрудники.

Материалы конференции получились достаточно объемными (448 страниц) и включают 168 статей специалистов в различных областях альгологии из России, Белоруссии, Украины, Армении, Литвы, Турции, Израиля и ЮАР.

Работа конференции была поддержана Отделением биологических наук РАН и Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-05-06043).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 1)

	Стр.
PLANTAE VASCULARES	
Salix × zhataica Efimova, Schurduk et Ahti nothosp. nov.	83
Centrolepis racemosa D. D. Sokoloff et Remizova sp. nov.	93
PLANTAE FOSSILS	
Berberis pseudouliginosa (Krysht.) Iljinskaja comb. nov.	90

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 1)

Page

Budantsev L. Yu., Golovneva L. B. Advances in investigation of Spitsbergen Tertiary flora . . . 3
Zabuga V. F., Zabuga G. A. Respiration of the needles of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 14

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Trifonova I. S. Additions of the flora of diatoms (*Pennatophyceae*) of Ladoga Lake . . . 31
Kulikovskiy M. S. Species compositions and morphology of the pennate diatomes (*Bacillariophyta*) from some sphagnous bogs of the Russian Plain. 3. *Cymbellaceae* . . . 36
Kondakova L. V., Ogorodnikova S. Yu., Ashichmina T. Ya., Domracheva L. I. Influence of methylphosphonic acid on development of algae in soil . . . 42
Pystina T. N., Semenova N. A. Ecological features of *Lobaria pulmonaria* (*Lobariaceae*) in the Komi Republic . . . 48
Shamrov I. I., Babro A. A. Development and structure of gynoecium and ovule in *Rhododendron schlippenbachii* and *R. luteum* (*Ericaceae*) . . . 58
Boyko E. V. Structure of the achenes of the Far Eastern species of *Bidens* (*Asteraceae*) 75

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Efimova A. P., Shurduk I. F., Ahti T. New interspecific hybrid of the genus *Salix* (*Salicaceae*) from Yakutia . . . 83
Iljinskaja I. A. *Berberis pseudouliginosa* (*Berberidaceae*) from the Middle Miocene of the Krynka River . . . 89
Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Rudall P. J. A new species of *Centrolepis* (*Centrolepidaceae*, *Poales*) from Northern Australia, with remarkable inflorescence architecture . . . 92

FLORISTIC RECORDS

Bardunov L. V., Cherdantseva V. Ya., Kazanovsky S. G. *Pseudoleskeopsis zippelii* (*Leskeaceae*, *Musci*), the first reliable record in Russia . . . 101
Ebel A. L., Buko T. E., Sheremetova S. A., Yakovleva G. I., Kuprijanov A. N. New species of vascular plants for Kemerovo Region . . . 106

COLLECTIONS

Nikitin V. P. On palaeocarpological collections in Novosibirsk . . . 114

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Sannikov S. N., Petrova I. V., Sannikova N. S. On more reliable method of determining the invasion time of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) in a local landscape . . . 128

CHROMOSOME NUMBERS

Cherkasova E. S. Chromosome numbers of rare species of the *Hedysarum* (*Fabaceae*) 135
Nosova I. V., Svetlova A. A., Bolsheva N. L., Muravenko O. V. Chromosome numbers of the *Linum* section *Syllinum* (*Linaceae*) species . . . 138

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Mirkin B. M., Naumova L. G. *A. V. Tuganaev, V. V. Tuganaev.* The composition, structure and evolution of the agroecosystems of the European Russia (forest and forest-steppe zones) in the Middle Ages (VI—XVI centuries A. D.). Izhevsk: Udmurtian University Publishing House, 2007. 198 p. 144

CHRONICLES

Stepanjan O. V., Kovaleva G. V. The International Scientific Conference «Modern problems of algology» (Rostov-on-Don, Russia, 9—13 June, 2008) 148
Index of new plant names 155

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 1)

Стр.

Буданцев Л. Ю., Головнева Л. Б. Третичная флора Шпицбергена на современном этапе изучения 3
Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Дыхание кроны *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 14

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Трифонова И. С. Дополнения к флоре диатомовых водорослей (*Pennatophyceae*) Ладожского озера 31
Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 3. Семейство *Cymbellaceae* 36
Кондакова Л. В., Огородникова С. Ю., Ашихмина Т. Я., Домрачева Л. И. Влияние метилфосфоновой кислоты на развитие водорослей в почве 42
Пыстина Т. Н., Семенова Н. А. Экологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (*Lobariaceae*) в Республике Коми 48
Шамров И. И., Бабро А. А. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) 58
Бойко Э. В. Строение семянок дальневосточных видов рода *Bidens* (*Asteraceae*) 75

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Ефимова А. П., Шурдук И. Ф., Ахти Т. Новый межвидовой гибрид рода *Salix* (*Salicaceae*) из Якутии 83
Ильинская И. А. *Berberis pseudouliginosa* (*Berberidaceae*) из среднего миоцена реки Крынки 89
Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Рудалл П. Дж. Новый вид *Centrolepis* (*Centrolepidaceae*, *Poales*) с необычным строением соцветия из Северной Австралии 92

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я., Казановский С. Г. Первое достоверное указание *Pseudoleskeopsis zippelii* (*Leskeaceae*, *Musci*) для России 101
Эбель А. Л., Буко Т. Е., Шереметова С. А., Яковлева Г. И., Куприянов А. Н. Новые для Кемеровской области виды сосудистых растений 106

КОЛЛЕКЦИИ

Никитин В. П. О новосибирских палеокарпологических коллекциях 114

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. О более надежном методе определения времени поселения *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в местном ландшафте 128

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Черкасова Е. С. Числа хромосом редких видов *Hedysarum* (*Fabaceae*) 135
Носова И. В., Светлова А. А., Большева Н. Л., Муравенко О. В. Хромосомные числа видов секции *Syllinum* рода *Linum* (*Linaceae*) 138

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. *А. В. Туганаев, В. В. Туганаев.* Состав, структура и эволюция агроэкосистем Европейской России (лесная и лесостепная зоны) в средневековье (VI—XVI вв. н. э.). Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2007. 198 с. 144

ХРОНИКА

Степаньян О. В., Ковалева Г. В. Международная научная конференция «Современные проблемы альгологии» (Ростов-на-Дону, 9—13 июня, 2008 г.) 148
Указатель новых названий растений 155

Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 1. 1—160.